SÉRIE C, N° 11
N° D'ORDRE
22

THÈSES

PRÉSENTÉES A

LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE RENNES

POUR OBTENIR

le titre de DOCTEUR de l'UNIVERSITE
MENTION « SCIENCES »

par

Louis MARTEIL

1re THESE. — **Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* Linné et *Gryphaea angulata* Lamarck.**

2e THESE. — **La moule et la mytiliculture.**

Soutenues le *1960 devant la Commission d'examen.*

MM. POISSON, *Président.*
RICHARD, MAILLET } *Examinateurs.*

PARIS

INSTITUT SCIENTIFIQUE ET TECHNIQUE DES PÊCHES MARITIMES
59, avenue Raymond-Poincaré

1960

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41549206_0006

Série C, n° 11
N° d'ordre
22

THÈSES

PRÉSENTÉES A

LA FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE RENNES

POUR OBTENIR

le titre de DOCTEUR de l'UNIVERSITE
MENTION « SCIENCES »

par

Louis MARTEIL

1re THESE. — **Ecologie des huîtres du Morbihan *Ostrea edulis* Linné et *Gryphaea angulata* Lamarck.**

2e THESE. — **La moule et la mytiliculture.**

Soutenues le *1960 devant la Commission d'examen.*

MM. Poisson, *Président.*
Richard, Maillet } *Examinateurs.*

PARIS

Institut scientifique et technique des pêches maritimes
59, avenue Raymond-Poincaré

1960

FACULTE DES SCIENCES DE L'UNIVERSITE DE RENNES

Doyen ..... M. Le Moal.
Assesseur ..... M. Poisson.
Doyens honoraires ..... MM. Bouzat, Milon, Trehin, Schmitt.
Professeurs honoraires ..... MM. Bouzat, Conduche, Antoine, Freymann, Trehin, Rohmer.

Professeurs titulaires

Sciences mathématiques :

M^lle Charpentier Marie
M^lle Libermann Paulette
M. Martin Yves
M. Pauc Christian
M. Brillouet Georges

Sciences physiques :

M. Le Bot Jean
M. Ravilly Emile
M. Robin Stéphane
M. Schmitt Max
M. Vacher Michel

Sciences chimiques :

M. Dunoyer Jean
M. Le Moal Henri
M. Salmon-Legagneur François
M. Vene Jean

Sciences biologiques :

M. Hagene Philippe
M. Nicollon des Abbayes Henri
M. Poisson Raymond
M. Richard Gaston
M. Vaugien Léon
M. Villeret Serge

Sciences de la Terre :

M. Milon Yves

Professeurs et Maîtres de conférence

Sciences mathématiques :

M. Bocle Jean
M^lle Delavault Huguette
M. Glaeser Georges
M. Guérindon Jean
M. Legrand Gilles
M. Molinaro Italico
M. Petrescu Julian
M. Zisman Michel

Sciences physiques :

M. Boulloud André
M. Collet Luc
M. Gobin Francis
M. Johannin Pierre
M. Le Montagner Serge
M. Meinnel Jean
M. Mevel J. Yves
M. Mezencev Romane
M. Monod-Herzen Gabriel
M^me Robin Simone
M. Vigneron Léopold

Sciences chimiques :

M. Hagenmuller Paul
M. Levas Emile
M. Peltier Daniel
M. Prigent Jacques
M. Rio Guy
M. Vallet Pierre

Sciences biologiques :

M. Allegret Paul
M. Boistel Jacques
M^lle Debraux Germaine
M^lle Goas Marie
M. Maillet Pierre
M. Vuillaume Maurice

Sciences de la Terre :

M. Philippot André
M^lle Renaud Alzine

Secrétaire Principal de la Faculté ..... M. Bourdiguel.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

ECOLOGIE DES HUITRES DU MORBIHAN

OSTREA EDULIS LINNÉ et *GRYPHAEA ANGULATA* LAMARCK

par Louis MARTEIL

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION. 10

CHAPITRE I

LE MILIEU

1. - *Caractères généraux du Morbihan.* 11

A) **La zone littorale.** 12

B) **Le climat.** 13

1° Températures. 13

2° Humidité. Pluviométrie. 13

3° Les vents. 15

C) **L'hydrographie.** 15

2. - *Hydrologie des rivières ostréicoles.* 17

A) **Les températures de l'eau.** 17

B) **Les salinités.** 19

1° Régime de crue. 19

2° Régime d'étiage. 20

3° Variations pendant un cycle de marée. 21

C) **La turbidité. Le pH. Oxygène dissous.** 21

D) **Les courants.** 23

E) **Les sources de nourriture.** 27

1° Le plancton. 29

2° Les matières organiques dissoutes. 29

CHAPITRE II

L'HUITRE PLATE
OSTREA EDULIS LINNE

Reproduction et écologie

Pages

Sous-chapitre 1

LA GAMETOGENESE 32

1. - *Méthode d'évaluation et matériel.* 32

2. - *Le cycle sexuel; ses variations.* 33

3. - *Rôle des facteurs écologiques.* 36

1° **Température.** 36

2° **Salinité.** 37

3° **Nourriture.** 39

Sous-chapitre 2

LA PONTE 40

1. - *Début de la ponte; sa durée.* 41

2. - *Intensité de la ponte.* 41

3. - *Age des reproducteurs.* 42

4. - *Influence du milieu* 45

1° **Température.** 45

2° **Salinité.** 46

5. - *Périodicité de la ponte.* 46

6. - *Durée de l'incubation.* 51

Sous-chapitre 3

EMISSION ET VIE PELAGIQUE 51

1. - *Recherche et numération des larves.* 52

1° **Technique des prélèvements.** 52

2° **Numération des larves.** 53

3° **Valeur de l'échantillonnage.** 53

Pages

2. - *Taille des larves pélagiques; variabilité.* 54

3. - *Périodicité des émissions.* 59

1° **Existence d'une périodicité.** 59

2° **Corrélation avec le cycle lunaire.** 61

3° **Corrélation avec la ponte.** 63

4. - *Rôle des facteurs écologiques.* 64

1° **Influence de la température.** 64

a) Action sur la libération des larves. 65

b) Action sur la survie des larves. 66

2° **Influence de la salinité.** 66

a) Sur la libération des larves. 66

b) Sur la survie des larves. 67

3° **Influence des courants.** 68

a) Sur la distribution horizontale des larves. 68

b) Sur la distribution verticale des larves. 70

4° **La nourriture des larves.** 71

5° **Les agents destructeurs.** 71

SOUS-CHAPITRE 4

LA FIXATION 72

1. - *Emissions et fixations.* 72

1° **« Coefficient de fixation »; définition.** 72

2° **Valeur du « coefficient de fixation ».** 73

2. - *Fixations et collecteurs.* 74

1° **Collecteurs naturels.** 74

a) Nature du support. 74

b) Propriétés requises. 75

2° **Collecteurs artificiels.** 76

a) La tuile chaulée. 76

b) Les collecteurs-carton. 77

3° **Influence de l'enduit sur la fixation.** 77

a) Action de la chaux et du ciment 77

b) Action du cuivre sur la fixation. 78

3. - *Fixations et courants.* 79

1° **Influence de la vitesse des courants.** 80

2° **Influence de la quantité de particules en suspension.** 81

Pages

Sous-chapitre 5

LES BANCS NATURELS 82

1. - *La reconstitution des gisements disparus.* 83

1° **Technique du repeuplement.** 83

2° **Les résultats.** 83

a) Répartition géographique des gisements en 1959. 83

b) Densité du peuplement. 85

2. - *La formation des gisements naturels; rôle des facteurs écologiques.* 87

1° **Température et salinité.** 88

2° **Nature du fond.** 89

3° **Nécessité d'un apport d'huîtres.** 89

4° **Etablissement des gisements sur les hauts-fonds; rôle des courants.** 90

5° **Action des prédateurs et des parasites.** 91

CHAPITRE III

L'HUITRE PORTUGAISE

GRYPHAEA ANGULATA LAMARCK

Sous-chapitre 1

DOMAINE GEOGRAPHIQUE 94

1° **Situation avant 1948.** 94

2° **Situation en 1959.** 95

Sous-chapitre 2

REPRODUCTION ET ECOLOGIE 96

A. - *La gamétogénèse.* 97

1° **Méthode d'évaluation.** 97

2° **Evolution sexuelle.** 97

3° **Influence de la température et de la salinité.** 99

4° **Rôle de la nourriture.** 99

B. - *La ponte.* 100

1° **Durée et intensité.** 100

2° **Influence de la température et de la salinité.** 100

Pages

C. - *Larves et fixations.* 101

***1°* Les larves.** 101

***2°* Les fixations.** 101

***3°* Influence des conditions hydrologiques.** 102

a) Température. 102

b) Salinité. 103

D. - *Habitat de* Gryphaea angulata. 105

***1°* Répartition horizontale.** 105

***2°* Répartition verticale; niveau de fixation.** 105

***3°* Rôle des facteurs écologiques.** 106

a) Nature du sol. 106

b) Température. 106

c) Salinité et courants. 106

RESUME ET CONCLUSIONS. 108

BIBLIOGRAPHIE. 111

TABLE DES FIGURES. 119

M. le Professeur R. Poisson *s'est, depuis longtemps, intéressé à nos travaux. Pendant ces recherches, effectuées sous sa direction, il nous a prodigué, avec beaucoup de bienveillance, de judicieux conseils et de précieux encouragements, acceptant, par la suite, de présider le jury d'examen de cette thèse. Qu'il veuille bien agréer l'expression de nos sentiments de très vive et respectueuse gratitude.*

Nous devons à M. J. Furnestin, *Directeur de l'Institut des Pêches maritimes, d'avoir entrepris cette étude. Son aide incessante, ses critiques judicieuses, l'intérêt qu'il nous a toujours manifesté, nous ont permis de mener à bien cette tâche. Qu'il veuille bien accepter, avec nos sentiments de respecteux dévouement, l'hommage que nous lui faisons de ce travail.*

M. le Professeur G. Richard *nous a toujours réservé un accueil bienveillant. Nous lui en exprimons notre profonde reconnaissance et le remercions d'avoir accepté de juger cette étude.*

Nous prions aussi M. le Professeur P. Maillet *d'agréer nos sincères remerciements pour avoir bien voulu juger ces travaux.*

Nous exprimons notre gratitude à M. P. Razet *qui nous accueillit si aimablement au laboratoire de la Faculté des Sciences et nous remercions particulièrement nos collègues* P. Trochon *et* J. Le Dantec *dont l'amitié nous fit bénéficier des observations effectuées à Marennes et à Arcachon et des conseils ou critiques que leur expérience leur suggérait.*

Nous ne pouvons citer tous ceux dont le concours permit de mener à bien ces recherches en facilitant les récoltes ou les élevages. Nous leur disons notre reconnaissance et souhaitons que l'industrie ostréicole tire profit des résultats obtenus grâce à leur aide.

Nous devons enfin beaucoup de gratitude à nos collaborateurs du laboratoire d'Auray, Jh Le Vigouroux, *puis* R. Bourdon, *pour leur participation aux récoltes, aux examens ou aux analyses.*

INTRODUCTION

Jusqu'au milieu du siècle dernier, l'exploitation des gisements naturels a constitué, dans la plupart des pays européens, la seule source de production huîtrière. On livrait à la consommation les produits pêchés, soit directement, soit après un court séjour dans des parcs ou des bassins.

Pour remédier à la disparition progressive des bancs, trop intensément dragués, COSTE (1855) préconisa l'application, en France, de pratiques découvertes au cours d'un voyage effectué sur les rives du lac Fusaro. On y avait coutume, depuis les dernières années de la République romaine, de récolter le naissain d'huîtres sur des pieux plantés autour des dépôts et sur des fagots de menu bois suspendus à des cordes tendues au-dessus de l'eau. Ce fut la naissance d'une industrie qui, se développant sans cesse, s'étendit aux rivages de France et d'Europe.

Deux huîtres comestibles peuplent actuellement les côtes européennes : *Ostrea edulis* LINNÉ, encore appelée huître plate ou huître indigène et *Gryphaea angulata* LAMARCK [1] vulgarisée sous le nom d'huître portugaise. Si la présence d'*Ostrea edulis* en Morbihan est bien connue et fait de cette région le premier centre mondial de production de l'espèce, celle de *Gryphaea angulata* l'est moins. C'est en 1948 seulement que l'entrée de quantités massives d'huîtres portugaises fut autorisée dans les rivières d'Etel et de Pénerf et permit l'implantation de l'espèce dans le Morbihan oriental.

Parce qu'elle est fondée sur le captage des larves, l'ostréiculture a imposé une étude approfondie de la reproduction des huîtres. Après LACAZE-DUTHIERS (1854, 1855), après HOEK (1882), BOUCHON-BRANDELY (1882) et DANTAN (1912, 1914, 1916), COLE, par ses travaux publiés de 1937 à 1956, et KORRINGA, par ses études parues de 1941 à 1958, ont apporté de précieuses informations sur la reproduction d'*Ostrea edulis*. Le premier a expérimenté dans les conditions semi-naturelles des bassins insubmersibles de Conway (Angleterre), le second dans les eaux libres de l'Escaut oriental, en Hollande. De son côté, RANSON a rapporté et commenté en de nombreux articles publiés entre 1925 et 1952 les observations faites par lui sur la biologie de *Gryphaea angulata* dans la région de Marennes.

En Morbihan, LEENHARDT (1922, 1924) mit au point les méthodes de prélèvement et d'examen des larves qui, perfectionnées par BOURY (1928, 1929), furent bientôt adoptées dans toutes les régions ostréicoles. VOISIN (1931, 1932) et ses successeurs au laboratoire de l'Office scientifique et technique des Pêches maritimes à Auray, ont poursuivi l'étude de la reproduction de l'huître plate en cette région. Dans un ouvrage essentiellement consacré à l'aspect économique et social de « l'Huître du Morbihan », DALIDO (1948) a rapporté, sans en faire la synthèse, les travaux réalisés par ces chercheurs.

Ces travaux ont été limités, pour la plupart, à la recherche des larves et des facteurs qui, au moment des émissions, en favorisaient l'évolution et la fixation. Il nous a paru opportun d'étendre le champ de ces investigations aux diverses phases du cycle sexuel d'*Ostrea edulis* et de *Gryphaea angulata*, dans les conditions naturelles des rivières morbihannaises.

Après avoir défini les milieux où vivent les huîtres, nous nous efforcerons de préciser le rôle des facteurs écologiques dans la séquence des phénomènes sexuels (développement des gonades, maturité et ponte), sur la vie pélagique des larves et leur fixation, sur la formation des bancs naturels d'*Ostrea edulis*. Nous étudierons, enfin, les étapes de l'établissement de *Gryphaea angulata* au nord de la Loire et les conditions qui ont favorisé son implantation dans le Morbihan oriental.

---

(1) GUNTER (1950) estime que le nom générique *Gryphaea* doit être réservé à quelques espèces fossiles. Le nom générique *Crassostrea* SACCO 1897 serait le premier nom valable pour les huîtres du type *angulata, virginica, gigas.*

CHAPITRE I

LE MILIEU

L'incidence des facteurs écologiques sur la biologie des huîtres du Morbihan ne saurait être exactement précisée sans une connaissance préalable du milieu où elles vivent.

Après avoir situé le cadre géographique de leur habitat, on étudiera, dans ce premier chapitre, les divers éléments topographiques, climatiques et hydrographiques susceptibles d'influencer l'hydrologie des rivières ostréicoles.

On précisera ensuite, pour chacune des rivières, les aspects particuliers de leur hydrologie.

1. - CARACTERES GENERAUX DU MORBIHAN

Le Morbihan occupe, sur la face méridionale de la Bretagne, une surface d'environ 680 000 ha. Il s'étend sur une longueur d'environ 128 km et sur une largeur moyenne de 88 km. Il doit son nom à l'un des sites les plus pittoresques de la côte française, le Golfe, qu'en langue bretonne, on nomme « mor bihan », c'est-à-dire « petite mer ».

Faiblement accidenté dans son ensemble, il présente de nombreuses vallées et des vallons à flancs escarpés, entre des plateaux souvent déboisés et d'altitude médiocre dont le principal est le plateau de Lanvaux (100-150 m) qui divise en deux parties son territoire. La partie occidentale descend assez régulièrement du nord au sud ; la partie orientale offre une inclinaison générale vers le sud-est.

Appartenant à la grande pénéplaine du sud-armoricain, le Morbihan est presqu'entièrement constitué de terrains cristallins, primaires, anciens ; les formations secondaires manquent complètement et les formations tertiaires, jadis assez étendues, ont été rapidement déblayées par l'érosion en raison de leur faible épaisseur. Il n'en subsiste que de petits bassins dont les plus intéressants sont ceux de Port-Louis et de Quiberon, constituant des réserves aquifères.

Toutes les roches fondamentales des sols morbihannais sont caractérisées par l'absence quasi-totale de chaux et d'acide phosphorique. Le granit, la granulite et le gneiss, par dissociation et altération de leurs minéraux, donnent du sable grossier, du sable fin et de l'argile. Les éléments fins sont entraînés par les eaux ; le sable grossier reste sur place où il forme l'arène sur les plateaux ; l'argile et le sable fin occupent le fond des cuvettes. Il se constitue ainsi un sous-sol imperméable. Les micaschistes et les schistes produisent, par délitement, des argiles compactes ; les grès et roches analogues donnent, en se désagrégeant, des sables inconsistants. Soulignons que l'enchevêtrement des roches est tel qu'il provoque un mélange des terres, sans nette délimitation.

A) La zone littorale.

La topographie de la côte du Morbihan varie d'est en ouest. A l'est, la Vilaine, après un cours sinueux au milieu de terrains à faciès schisteux, vient déboucher au fond de ce que les cartes appellent la baie de Quiberon ; moins accidentée que la rive sud, la rive nord rejoint la presqu'île de Rhuys par une petite falaise très basse que jalonnent l'étier de Billiers, la rivière de Pénerf, la plage de Suscinio. Entre ces hâvres ou ces baies, alternent plages de sable fin plus ou moins vaseux et rochers bas que les dépôts limoneux de la Vilaine viennent recouvrir jusqu'à l'entrée de la Pénerf, ria peu profonde aux côtes sablonneuses et marécageuses.

FIG. 1. — *Le Morbihan; zones de production ostréicole.*

La presqu'île de Rhuys, avec ses falaises élevées et déchiquetées, borde l'entrée orientale du golfe du Morbihan et de la rivière d'Auray dont la communication avec la baie de Quiberon se fait par un étroit goulet, large au plus de un kilomètre. Le Golfe forme véritablement une « petite mer », aux rives très découpées, parsemée d'îles et d'îlots, se présentant à mer basse comme un inextricable réseau de chenaux serpentant au milieu de vastes vasières.

De Locmariaquer à la pointe de Quiberon, la côte est généralement plate et domine à peine le niveau des plus hautes mers ; elle est bordée parfois de dunes recouvrant des roches et interrompue par des avancées rocheuses limitant des baies sableuses ou des anses plus profondes appelées rivières (rivière de St Philibert, rivière de Crach ou de la Trinité).

Plus escarpée, la côte ouest de la presqu'île de Quiberon est découpée, déchiquetée par la violence des vagues, jusqu'au point le plus étroit, à hauteur du Fort Penthièvre. De là, jusqu'au plateau de Kerpape, s'étend une immense plage basse qui n'est interrompue que par les embouchures de l'Etel et de la rade de Lorient.

La zone littorale du Morbihan se trouve ainsi séparée en trois régions bien distinctes : à l'est, *le bassin Pénerf-Vilaine*, entre la presqu'île de Rhuys et la pointe de Piriac ; au centre, *la baie de Quiberon proprement dite* et les rivières d'Auray, de Crach, le Golfe ; à l'ouest, le *secteur d'Etel-Lorient*. La baie de Quiberon se trouve particulièrement bien abritée par l'avancée de la presqu'île, par les îles d'Houat et d'Hoedic, par Belle-Ile enfin.

A ces aspects de la topographie, correspondent des différences dans la composition des sédiments du littoral. Prenant (1932) a mis en évidence que les sables de la baie de Quiberon sont toujours pauvres en calcaire même lorsqu'ils contiennent de nombreuses coquilles ; leur teneur ne dépasse pas 1 %. Les sables de la côte ouest ont, au contraire, des teneurs en calcaire variant entre 15 et 80 % et comprises, le plus souvent, entre 30 et 45 %. « Ces particularités » dit-il « sont liées à une origine des sables. Ceux de la baie de Quiberon, déposés en eaux relativement calmes, sont des sables à peu près autochtones où les coquilles, comme parfois les grains de mica, sont rassemblées en certains points mais proviennent des environs immédiats et sont à peine roulées et brisées ; elles doivent disparaître par corrosion et dissolution et ne parviennent jamais à de très petits grains calcaires. Les sables de la côte ouest, au contraire, sont fortement agités et roulés... On doit considérer ces sables comme enrichis en calcaire par apport lointain ; outre l'usure des grains, la meilleure preuve est que, dans les sables les plus battus, le tamis 14 ne retient que les éléments à 3 ou 5 % de calcaire alors que les portions plus fines en ont de 58 à 79 % ».

C'est là, une première différence entre les régions du littoral. Presqu'entièrement confinée dans la baie de Quiberon, et dans les rivières qui y aboutissent, la production ostréicole est indépendante de la teneur en calcaire des sédiments.

B) Le climat.

Le climat du Morbihan, comme celui de la Bretagne, est caractérisé par une humidité persistante de l'atmosphère, par de faibles amplitudes des variations thermiques, par la fréquence et la force des vents.

1° Températures. La température moyenne de l'hiver oscille entre + 5° et + 6°C ; celle de l'été avoisine 17°. L'influence de la mer joue un rôle essentiel pendant la saison froide, celle de la latitude prédomine en été. Le printemps est généralement froid et l'automne beau. La moyenne des températures annuelles s'établit ainsi entre 11° et 12°C (tabl. 1).

Les températures maximales absolues sont relevées en juillet (29°6) et en août (29°) ; les températures minimales absolues le sont en février (— 3°3) (fig. 2).

Ces données, valables pour l'ensemble du Morbihan, sont évidemment susceptibles de variations selon les localités et les régions considérées. Elles peuvent aussi différer, d'une année à l'autre, pour chaque mois, sans que la moyenne annuelle en soit sensiblement modifiée (fig. 3).

2° Humidité. Pluviométrie. L'humidité de l'atmosphère est, en Morbihan, abondante encore qu'il pleut généralement moins à Port-Navalo (592 mm) qu'à Bordeaux (775 mm) et qu'à Nice (754 mm). C'est le morcellement des pluies, la fréquence des averses, la persistance du crachin qui contribuent à donner l'impression d'une abondance plus grande.

La pluviosité est inégalement répartie suivant les saisons. Sur le littoral morbihannais, l'automne et l'hiver sont les périodes de fortes précipitations, l'été étant généralement sec (tabl. 2).

Janvier	6°5	Juillet	17°6
Février	6°6	Août	17°9
Mars	7°7	Septembre	16°
Avril	10°9	Octobre	12°3
Mai	14°6	Novembre	7°9
Juin	16°3	Décembre	7°1

Moyenne de l'année : 11°7

TABL. 1. — *Températures moyennes de l'air.*

Janvier	78 mm	Juillet	34 mm
Février	54	Août	44
Mars	64	Septembre	53
Avril	49	Octobre	70
Mai	50	Novembre	82
Juin	33	Décembre	99

Hauteur moyenne annuelle : 710 mm

TABL. 2. — *Hauteur moyenne, mensuelle et annuelle, des pluies en Morbihan.*

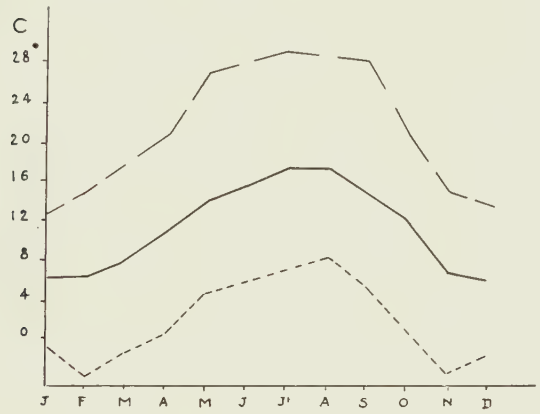


FIG. 2. — *Température de l'air en Morbihan ; moyenne mensuelle (——), maximale absolue (— —), minimale absolue (- - -).*

FIG. 3. — *Température de l'air à Auray; moyenne mensuelle en 1947 (——) et en 1957 (- - -).*

Le régime pluviométrique varie d'une région à l'autre du département ; les pluies augmentent de l'est à l'ouest et du sud au nord. La zone littorale est la plus sèche (tabl. 3).

Nous avons recueilli à Auray 1 424 mm en 1951 et 900,6 mm en 1954. Pendant l'été 1958, qui fut exceptionnellement pluvieux, les moyennes furent particulièrement élevées (tabl. 4).

	Belle-Ile	Port-Navalo	Vannes	Gourin
Janvier	50 mm	58 mm	72 mm	98 mm
Février	40	43	52	74
Mars	39	47	52	69
Avril	32	39	52	69
Mai	32	36	53	58
Juin	29	36	52	54
Juillet	30	34	54	48
Août	30	38	51	57
Septembre	50	51	70	72
Octobre	62	70	90	88
Novembre	60	68	77	89
Décembre	66	72	75	99
Total	520	592	750	865

TABL. 3. — *Répartition des pluies par secteur.*

Loch (amont d'Auray)	
Janvier	134 mm
Février	105
Mars	133
Avril	45
Mai	125
Juin	124
Juillet	78
Août	101
Septembre	70
Octobre	76
Novembre	34
Décembre	132
Total	1157

TABL. 4. — *Pluviomètrie en 1958 à la station du Loch.*

Les variations annuelles, enfin, à la même époque, peuvent être importantes. Nous avons relevé 62,1 mm de pluie en janvier 1954 mais 130,3 mm en janvier 1955, 90,4 mm en février 1954 mais 115,3 mm en février 1955.

3° Les vents. Les vents dominants soufflent du secteur ouest, de sud-ouest à nord-ouest ; viennent ensuite les vents de nord, de nord-est et de sud (fig. 4).

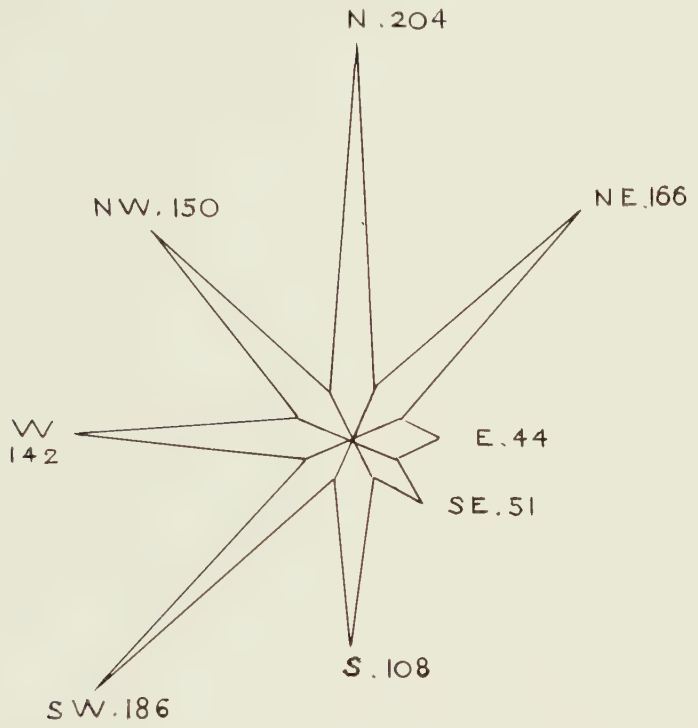


Fig. 4. — *Fréquence moyenne des vents.*

En raison de l'influence des vents sur les phénomènes de marée à l'intérieur des rivières du Morbihan, il n'est pas sans intérêt de noter la fréquence des vents des diverses sections pendant la saison de reproduction de l'huître (tabl. 5). Les vents du secteur nord ou du secteur est favori-

	N	NE	E	SE	S	SO	O	NO	calme
Juin	17	12	3	2	8	14	15	12	4
Juillet	18	9	2	2	9	20	15	14	4

Tabl. 5. — *Fréquence des vents des divers secteurs en juin et juillet.*

seront le reflux ; ceux du secteur sud ou du secteur ouest contrarieront la baisse des eaux, notamment dans les rivières ne communiquant avec la mer que par d'étroits goulets. Soulignons, enfin, la fréquence en été des vents « solaires », soufflant de terre vers la mer le matin et de la mer vers la terre dans l'après-midi et la soirée.

C) L'hydrographie.

L'humidité du climat, la forme du relief, l'imperméabilité des sols valent au Morbihan une hydrographie très complète et variée : étangs, mares, ruisseaux, rivières au cours rapide et sinueux aboutissant à des estuaires où la marée se fait sentir.

Mois	Fond				Surface			
	Aval		Amont		Aval		Amont	
	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀
1954-1955								
Octobre	16°5	34,7	16°6	33,7	17°0	34,4	16°7	33,4
Novembre ..	11°7	34,2	11°1	31,4	11°9	34,2	9°3	24,6
Décembre ..	11°7	32,3	11°3	27,4	11°5	30,5	11°0	4,9
Janvier	8°2	30,4	9°2	27,6	6°8	19,9	7°1	2,2
Février	8°2	29,4	8°1	26,5	7°7	28,2	6°7	8,5
Mars	7°1	31,4	6°8	30,2	7°0	31,3	6°7	25,9
Avril	11°9	32,0	12°3	30,6	12°1	32,0	12°6	29.6
Mai	14°0	33,5	15°1	30,7	14°4	33,5	15°4	29,7
Juin	16°6	33,9	17°1	31,3	16°8	33,8	18°1	26,9
Juillet	20°8	35,0	21°9	35,0	20°6	34,7	22°0	34,7
Août	21°2	35,0	22°9	34,9	21°3	35,0	23°2	34,9
Septembre...	17°2	35,2	17°7	35,2	17°5	35,1	17°9	35,0
1955-1956								
Octobre	15°5	35,5	16°0	35,5	15°6	35,5	16°3	35,4
Novembre ..	12°0	35,0	11°6	34,9	12°2	35,1	11°9	35,4
Décembre ..	9°7	34,8	9°6	34,3	9°7	34,8	9°5	34,2
Janvier	9°0	34,0	8°5	31,9	8°5	34,1	8°0	31,2
Février	4°5	33,6	3°0	31,8	4°3	33,5	3°0	31,0
Mars	7°5	32,7	7°5	31,7	6°0	32,5	6°0	31,4
Avril	13°0	33,6	14°2		12°7	33,6	13°6	
Mai	16°0	35,6	16°5	33,2	15°5	34,8	15°4	33,2
Juin	14°1	35,6	15°4	34,4	14°2	35,6	16°2	32,7
Juillet	18°6	35,7	19°8	34,7	18°8	35,5	20°2	34,3
Août	18°5	35,4	19°0	35,0	18°2	35,4	19°3	34,8
Septembre...	19°0	34,2	18°6	33,3	18°5	34,0	18°7	32,0

TABL. 6. — *Rivière d'Auray (1954-1956)*. Température et salinité à pleine mer, en aval (st. du Vézy) et en amont (st. du Plessis).

Mois	Fond				Surface			
	Aval		Amont		Aval		Amont	
	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀
1954-1955								
Décembre ..								
Janvier	8°9	32,3	9°2	31,0	8°3	29,1	7°3	18,0
Février	8°4	31,0	8°4	31,3	8°2	30,8	7°2	22,6
Mars	9°7	31,8	9°7	31,0	9°7	31,8	9°7	30,4
Avril	11°6	32,6	13°4	31,8	12°0	32,4	13°5	31,8
Mai	14°4	33,8	15°2	33,6	14°5	33,8	15°4	33,6
Juin	16°9	34,0	17°0	34,0	17°0	34,0	17°1	33,9
Juillet					20°0	35,1	22°0	35,0
Août	21°5	35,4	22°3	35,7	21°6	35,0	22°4	35,6
Septembre...	16°8	35,4	16°7	35,5	16°8	35,2	16°8	35,3
1955-1956								
Octobre	14°9	35,4	15°0	35,4	15°1	35,3	15°2	35,2
Novembre ..	12°0	34,8	11°7	34,6	12°0	34,8	11°8	34,8
Décembre ..	10°7	34,4	10°5	34,3	11°0	34,6	10°5	34,4
Janvier	7°8	34,2	7°4	33,7	7°7	33,9	7°5	33,7
Février								
Mars	6°3	32,9	6°5	33,0	6°5	33,2	6°7	33,0
Avril	11°0	33,4	12°5	33,3	11°3	33,8	12°6	33,5
Mai	13°7	34,4	15°6	35,4	14°4	34,8	16°1	34,7
Juin	15°0	35,3	15°5	35,4	15°5	35,5	16°0	35,5
Juillet		35,5		35,5		35,3		35,3
Août	17°7	36,0	17°9	35,9	17°9	35,5	18°0	35,2
Septembre...			18°1	33,6			18°0	33,4

TABL. 7. — *Rivière de Crach (1954-1956)*. Température et salinité, à pleine mer, en aval (st. de la Vaneresse) et en amont (st. du Lac).

Mois	Fond				Surface			
	Aval		Amont		Aval		Amont	
	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀
1954-1955								
Décembre ..	11°7	27,7	11°5	22,4	11°5	25,5	11°0	16,8
Janvier	9°0	27,9	8°8	27,2	6°6	18,0	6°5	17,3
Février	7°9	26,2	7°8	26,2	7°0	23,8	6°8	26,6
Mars	6°9	29,4	6°2	30,5	6°7	29,7	6°3	30,8
Avril	12°0	29,6	12°0	30,8	12°0	29,2	12°5	30,4
Mai	14°0	32,5	14°5	32,2	14°0	32,4	14°7	32,2
Juin	15°5	33,0	16°5	32,6	16°3	33,0	16°3	32,8
Juillet	21°0	33,8	22°0	34,2	22°2	34,0	23°0	34,2
Août	20°5	35,5	21°8	35,3	23°5	35,2	23°5	35,2
Septembre...	16°9	35,0	17°0	35,6	16°7	35,1	17°2	35,5
1955-1956								
Octobre	13°5	35,4	13°5	35,2	13°4	34,9	13°4	35,4
Novembre ..	9°5	34,8	9°0	35,0	9°5	35,2	9°5	34,8
Décembre ..	8°0	33,5	8°5	33,0	8°3	33,2	8°7	33,0
Janvier	6°5	31,4	6°5	30,8	6°0	31,2	6°0	31,0
Février								
Mars	10°0	31,2	10°0	31,0	10°0	31,1	10°0	30,1
Avril	11°5	34,1	11°5	34,1	12°0	33,8	12°0	33,5
Mai	15°0	34,5	16°0	34,5	15°0	34,4	15°4	34,0
Juin	14°5	35,7	15°5	35,5	15°0	35,4	15°3	35,3
Juillet	19°0	34,7	18°9	35,2	18°7	34,2	18°5	35,1
Août	19°2	35,4	19°3	35,8	19°0	35,0	19°0	34,8
Septembre...	17°5	33,7	18°0	33,2	17°0	32,8	17°5	33,0

TABL. 8. — *Rivière de Pénerf (1954-1956)*. Température et salinité à pleine mer, en aval (st. de Toulas) et en amont (st. du Dundec).

Mois	Fond				Surface			
	Aval		Amont		Aval		Amont	
	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀	T°	S°/₀₀
1954-1955								
Octobre	16°0	31,2	15°7	29,6	16°0	28,4	15°7	27.2
Novembre ..								
Décembre ..	11°0	20,8	11°0	15,1	11°0	20,2	10°0	2,5
Janvier	6°2	30,2	6°8	28,6	7°0	27,4	6°4	21,8
Février	7°0	24,1	5°8	23,4	6°0	19,6	5°5	13,5
Mars	7°5	31,8	7°1	29,6	7°0	25,1	7°0	13,8
Avril	11°5	29,9	11°0	28,7	12°1	23,6	11°2	20,8
Mai	14°7	29,0	14°4	26,1	15°1	27,7	14°9	21,6
Juin	17°0	30.9	16°8	29,3	17°5	28,9	17°5	24,6
Juillet	21°0	33,8	21°0	32,5	22°1	32,8	22°0	31,2
Août	22°0	34,3	22°5	33,7	23°0	34,0	23°5	33,5
Septembre...	18°0	34,5	18°5	34,0	19°0	33,4	19°0	33,0
1955-1956								
Octobre	14°5	34,5	14°2	34,4	15°5	34,0	15°0	34,0
Novembre ..	10°5	34,8	10°0	34,7	10°5	34,2	10°0	34,2
Décembre ..	8°5	34,8	8°5	34,6	9°0	34,2	8°5	34,4
Janvier	7°5	26,3	6°7	27,0	7°0	19,4	6°7	21,4
Février	4°0	27,3	3°5	27,3	3°5	25,8	3°0	25,4
Mars	6°0	29,6	5°7	29,8	6°2	29,4	5°7	29,4
Avril	11°5	31,3	11°0	31,3	12°5	31,0	12°0	31,1
Mai	15°5	32,4	15°2	30,6	16°6	30,5	16°2	28,7
Juin	16°7	33,5	16°5	32,1	17°5	32,1	17°0	29,5
Juillet	18°5	33,6	18°0	33,3	19°5	33,6	19°0	31,1
Août	19°0	34,4	19°0	34,4	20°0	34,0	19°0	33,9
Septembre...	18°1	32,1	17°8	31,3	18°5	31,0	18°1	30,0

TABL. 9. — *Vilaine (1954-1956)*. Température et salinité, à pleine mer, en aval (st. du Halguen) et en amont (st. des Vieillles Roches).

Parmi les rivières se jetant à la mer, citons la Laïta, le Scorff qui se réunit au Blavet pour former la rade de Lorient. L'Etel, le Loch, le Sal, le Drayac formeront les estuaires des rivières d'Etel, d'Auray, du Bono et de Pénerf. La Vilaine, longue de 225 km, reçoit de nombreux affluents ; l'Oust en est le principal (150 km).

Le débit de ces rivières est fonction de la pluviosité : faible ou nul pendant la saison sèche, il augmente parfois très rapidement après des précipitations abondantes. Le débit du Scorff, au Pont-Kerlo, était de 0,4 m³/seconde en octobre 1955 ; il atteignait 23 m³/seconde en décembre 1956. On a évalué le débit de la Vilaine à plus de 4 000 milliards de m³ par an, pour un débit moyen de 138 m³/seconde. Toutes les eaux fluviales ont un degré hydrotimétrique faible (2 à 4°) et un pH légèrement acide.

Ces données sommaires sur la géographie du Morbihan vont permettre de mieux comprendre les variations de l'hydrologie des rivières ostréicoles.

2. - HYDROLOGIE DES RIVIERES OSTREICOLES

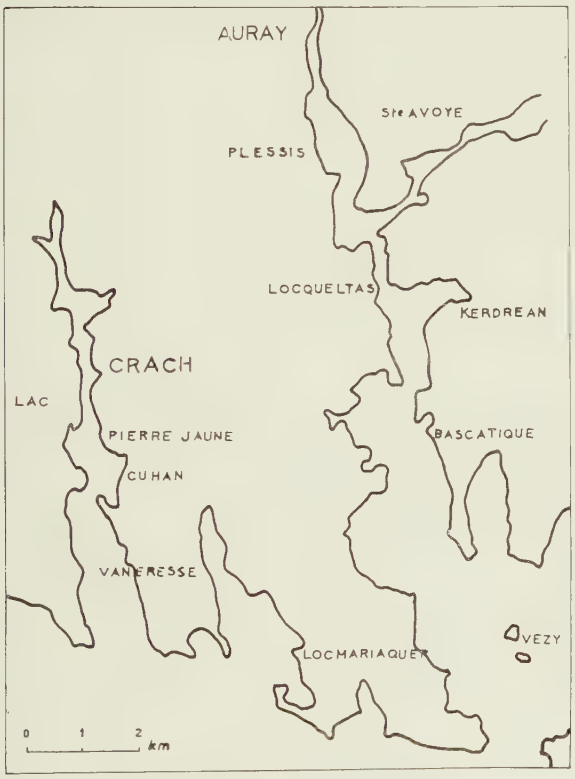


FIG. 5. — *Rivières d'Auray et de Crach. Stations de prélèvements.*

Il n'est pas d'anses, de baies ou de rivières, sur le littoral morbihannais, où l'huître ne se reproduise ou ne soit cultivée. Nous avons choisi d'étudier celles qui, sur le plan écologique, présentaient le plus d'intérêt parce qu'elles sont des centres de reproduction des huîtres plates et portugaises.

Nos observations ont donc porté sur la Vilaine, la Pénerf, les rivières d'Auray et de Crach, appelée aussi rivière de la Trinité et accessoirement, sur le Golfe, la baie de Plouharnel et la rivière d'Etel.

Dans chacune des rivières, des stations ont été établies de l'aval à l'amont. Les observations ont porté essentiellement sur les températures, les salinités et les courants. Des mesures de turbidité et de pH ont été faites en divers endroits, la teneur en oxygène dissous et en matières organiques a été évaluée dans l'un ou l'autre centre. Les prélèvements étaient effectués, chaque mois à l'heure de la pleine mer, simultanément dans des conditions comparables de marée, dans les couches superficielles et profondes (fig. 5).

Les résultats des mesures de température et de salinité sont portés dans les tableaux 6 à 9, pour les années 1954, 1955, 1956, d'octobre à septembre, c'est-à-dire entre deux phases de repos sexuel de l'huître.

A) Les températures de l'eau.

L'examen des tableaux montre qu'il y a des variations annuelles dans toutes les rivières. Les températures de l'eau ont été, pendant l'hiver 1955-1956, inférieures à celles de l'hiver précédent. Elles ont été plus élevées pendant l'été 1955 que pendant l'été 1956. Ces variations sont étroitement liées à celles des températures de l'air : les froids rigoureux de février 1956 ont abaissé la

température de l'eau à + 3°, les fortes chaleurs des mois de juillet et août 1955 l'ont portée à + 23°. Les températures moyennes de l'eau et de l'air, pour quatre années d'observations, sont dans un rapport légèrement supérieur à 1 (1,13).

Hors les cas de froids ou de chaleurs exceptionnels, les variations annuelles des températures de l'eau sont faibles, notamment dans les couches profondes des parties aval (fig. 6). En été, les températures des eaux superficielles sont supérieures à celles des eaux profondes; en hiver, elles leur sont inférieures. Les températures de l'eau, en aval, sont inférieures à celles de l'amont en été mais sont plus élevées en hiver. C'est le régime des eaux d'estuaires.

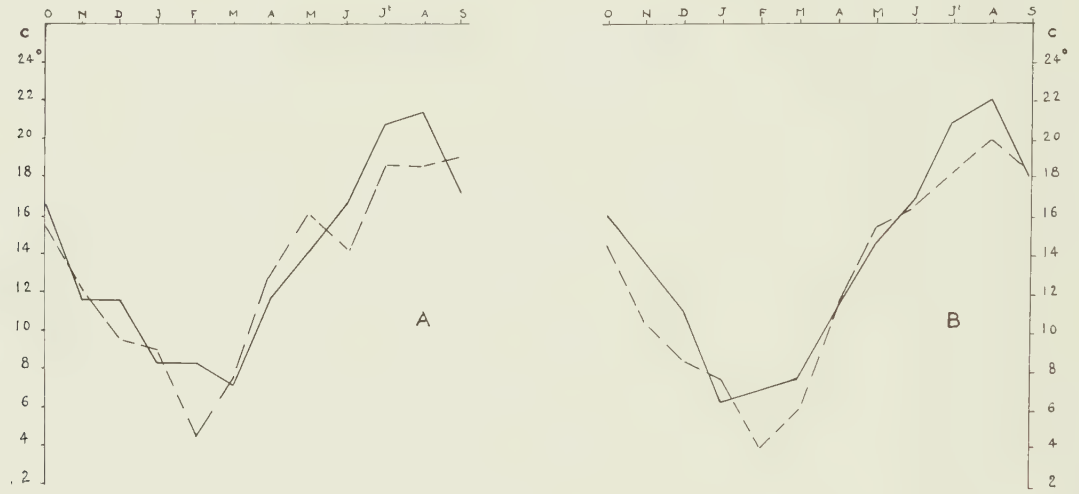


Fig. 6. — *Températures mensuelles de l'eau en rivière d'Auray (A) et en Vilaine (B) : (——) 1954-1955; (— —) 1955-1956.*

Les différences thermiques entre les rivières sont généralement peu accusées et ne se manifestent que par une intensité plus ou moins grande des phénomènes de refroidissement ou de réchauffement. C'est ainsi que les températures de l'eau en rivière de Crach suivent plus fidèlement les variations de la température de la mer que celles de la rivière d'Auray. Le premier centre s'ouvre largement sur la baie de Quiberon; il est, en outre, moins profond. Le refroidissement occasionné par les basses températures de février 1956 ne s'est répercuté en mer qu'après un certain délai; le réchauffement printanier des eaux a été plus lent en rivière de Crach qu'en rivière d'Auray, du mois de mars au mois de mai (tabl. 10). En 1955, où l'hiver fut clément, il avait été, au contraire, plus rapide (tabl. 11).

	Auray	Crach
Mars	7°5	6°3
Avril	13°	11°
Mai	16°	13°7

Tabl. 10. — *Réchauffement des eaux en 1956 dans les rivières d'Auray et de Crach.*

	Auray	Crach
Mars	7°1	9°7
Avril	11°9	11°6
Mai	14°	14°4

Tabl. 11. — *Réchauffement des eaux en 1955 dans les rivières d'Auray et de Crach.*

Des observations recueillies, on peut déduire que :

a) les températures moyennes de l'air peuvent servir de base à l'établissement de prévisions aussi bien que les températures de l'eau ;

b) l'amplitude des variations étant plus faible en aval qu'en amont, au fond qu'en surface, les animaux marins seront soumis, suivant leur biotope, à un régime thermique différent, d'autant plus favorable qu'ils seront établis près de l'embouchure et reposeront à grande profondeur;

c) le réchauffement des eaux des rivières « fermées », comme celle d'Auray, suit un cours différent de celui des rivières plus largement ouvertes, comme celle de Crach.

B) Les salinités.

Plus encore que les variations de la température, celles de la salinité sont évidentes, suivant l'année considérée. L'hiver 1954-1955, à forte pluviosité, provoqua, en maints endroits, des crues importantes et, dans toutes les rivières morbihannaises, des chutes brutales de salinité. L'hiver 1955-1956, qui faisait suite à un été exceptionnellement chaud et sec, présenta une physionomie entièrement différente.

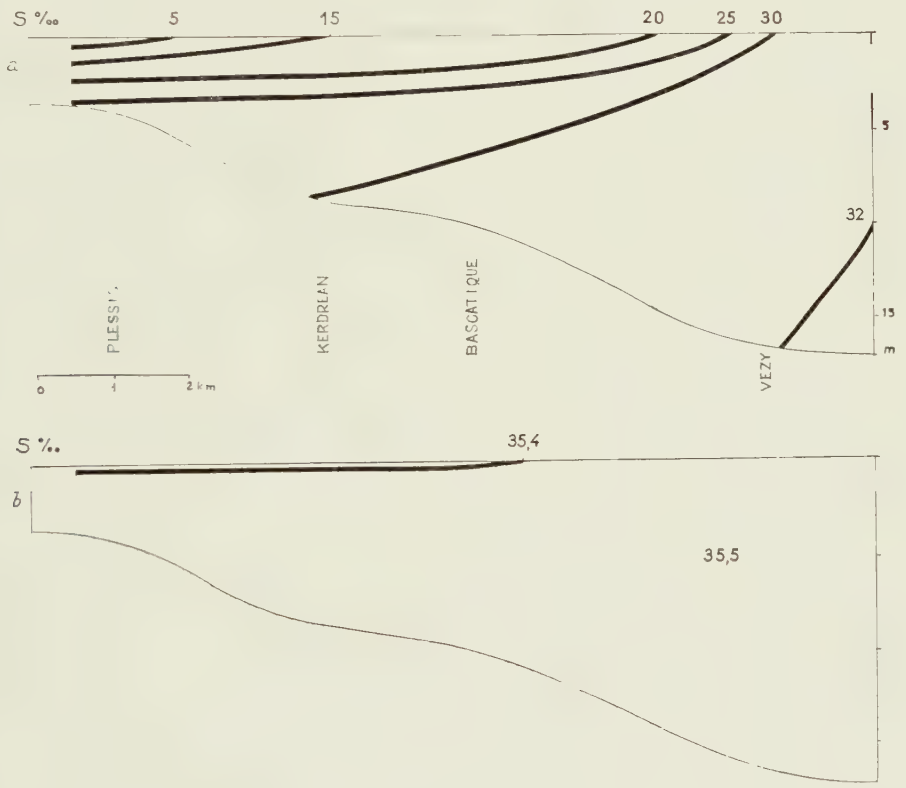


FIG. 7. — *Rivière d'Auray, isohalines à pleine mer;* a) crue, b) étiage.

Nous avons représenté, pour chacune des rivières, les régimes de crue et d'étiage ; il est facile d'en déduire les conclusions suivantes (fig. 7 à 10) :

1° Régime de crue. Les effets des crues se manifestent spectaculairement dans les rivières les plus importantes, Vilaine et Auray ; ils sont moins marqués dans les rivières peu profondes et peu étendues, Pénerf et Crach. Les chutes de salinité sont plus grandes en amont qu'en aval.

Au jusant, en marée de vive-eau, il y a translation des masses d'eau de l'amont vers l'aval ; à basse mer, l'écart entre les salinités des eaux superficielles et profondes n'est sensible que dans les parties supérieures des rivières.

Au flot, la poussée des eaux marines sur le fond est perçue, plus ou moins intensément mais toujours nettement, jusque dans les parties les plus hautes des rivières. A pleine mer, l'eau douce forme une couche superficielle dont la salinité peut être égale ou inférieure à 5 g/litre alors que des eaux à 27 g/litre occupent le fond.

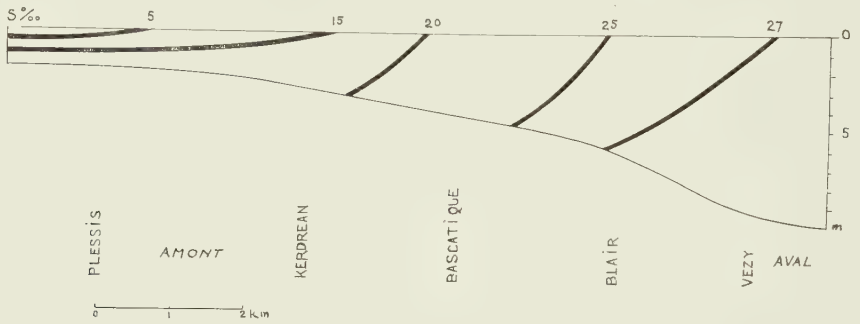
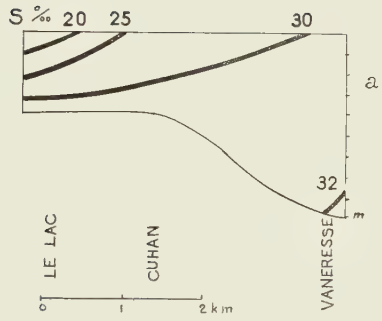


FIG. 8. — *Rivière d'Auray, isohalines de crue à basse mer.*



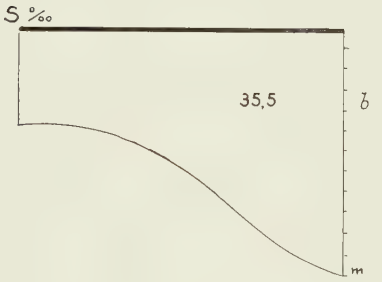
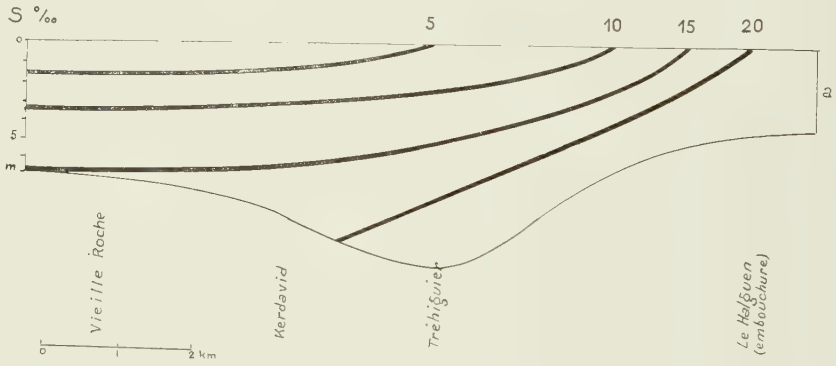


FIG. 9. — *Rivière de Crach, isohalines à pleine mer;* a) crue, b) étiage.



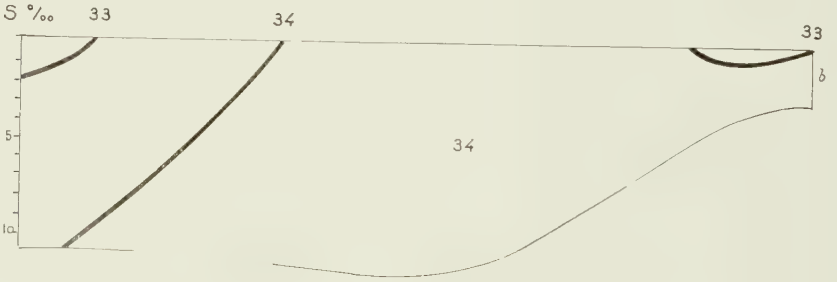


FIG. 10. — *Vilaine, isohalines à pleine mer;* a) crue, b) étiage.

2° Régime d'étiage. Dès que cessent les pluies, l'équilibre des salinités tend à se rétablir de l'aval à l'amont, du fond à la surface. En période d'étiage, les salinités de toutes les rivières, *à l'exception de la Vilaine,* deviennent égales ou supérieures à celles de la mer (35 g/litre). Elles sont parfois plus élevées, par suite de l'évaporation, dans les couches superficielles, dans les sites de faible profondeur.

3° Variations pendant un cycle de marée. Les salinités mesurées à un moment donné du cycle de marée (pleine mer ou basse mer) ne correspondent qu'à un état d'équilibre des eaux dans l'estuaire étudié. Nous avons suivi l'évolution des salinités en surface et au fond, en un point donné, pendant un cycle de marée, en vive-eau et en morte-eau (fig. 11).

FIG. 11. — *Rivière d'Auray. Variation de la salinité à la station du Mané Verch pendant un cycle de marée, en vive-eau et en morte-eau.*

En vive-eau, après une période de pluies, les salinités de surface et du fond s'abaissent parallèlement jusqu'au moment de la basse mer; alors que les eaux superficielles, plus douces, continuent à s'écouler vers l'aval, la poussée des eaux marines sur le fond commence. Dès la troisième heure de flot, la pénétration de ces eaux salées s'accentue. Avant la pleine mer, toutes les eaux dessalées auront été repoussées vers l'amont et remplacées par celles venues de l'aval.

En morte-eau, le phénomène est beaucoup moins accusé et les variations sont très faibles, dans les couches profondes notamment.

On assiste donc, en période de grande marée, à une translation des masses d'eau de l'amont vers l'aval.

C) La turbidité.

Des mesures de turbidité, exprimées en grammes de sédiments par litre d'eau, ont été faites en rivière d'Auray, en collaboration avec M. BERTHOIS [1], en régime de crue et en régime d'étiage (tabl. 12).

Date	Station	Surface (en g/l)	Fond (en g/l)
11/IX/1957	Plessis	0,014	0,037
B.M.	Ste Avoye	0,012	0,012
coef. 87	Kerdréan	0,010	0,012
étiage	Bascatique	0,004	0,007
	Vézy	0,003	0,005
28/II/1958	Plessis	0,028	0,014
B.M.	Ste Avoye	0,025	0,038
coef. 87	Kerdréan	0,010	0,010
crue	Bascatique	0,005	0,008
	Vézy	0,005	0,006

TABL. 12. — *Rivière d'Auray, turbidité en période d'étiage et en période de crue.*

En période de crue, la turbidité est plus forte dans les parties hautes de la rivière ; c'est la conséquence d'une augmentation des apports de matières inertes par les eaux de ruissellement.

(1) BERTHOIS L. et MARTEIL L., à l'impression.

Le pH.

Le pH des eaux des rivières d'Auray et de Crach a été mesuré colorimétriquement. Il est généralement alcalin. Cependant, comme dans tous les estuaires, il peut varier suivant l'emplacement, la marée, la dessalure, le peuplement biologique, etc...

C'est ainsi que pendant l'automne et l'hiver 1949-1950, les valeurs du pH, corrigées de l'erreur des sels, étaient de 8,0 et 8,1 dans toutes les parties de la rivière d'Auray, pour des salinités de 27 à 35 g/l et des températures comprises entre 20° et 4° (tabl. 13). En 1959, des valeurs différentes ont été mesurées. Le 20 janvier, le pH était de 8,2 et 8,3 pour des salinités de 11,6 g/l à 27,8 g/l et des températures de 7° 8 à 8°1. Le 23 décembre, pour des températures à peu près identiques, il était de 6,8 en amont (S = 9,4 ‰) et de 7,6 en aval (S = 33,0 ‰). La valeur minimale est celle des eaux fluviales apportées par le Loch, en crue au moment des prélèvements. Pendant l'été, le pH varie entre 8,0 et 8,3 dans les deux rivières d'Auray et de Crach et s'établit, le plus souvent, à 8,2.

Oxygène dissous.

Plusieurs séries de mesures ont été effectuées en rivière d'Auray en 1949-1950. On utilisait la méthode de Nicloux (1930), sur des eaux prélevées à un mètre au-dessous de la surface, en période de flot, généralement à mi-marée, vers 10 h (tabl. 13). Afin d'éliminer la température et la

Date	AVAL					AMONT				
	pH	T°	S ‰	O_2 mg/l	O_2 %	pH	T°	S ‰	O_2 mg/l	O_2 %
1949										
5-IX	8,0	20°	34,2	7,2	93,3					
4-X	8,0	19°4	35,3	7,6	96,7					
8-XI	8,1	12°	34,6	5,2	58,7	8,0	10°8	29,2	5,6	60,0
1-XII	8,1	8°8	31,7	5,4	56,4	8,0	7°8	27,4	5,4	52,5
13-	8,0	8°8	33,9	5,8	61,5	8,0	7°9	27,5	5,8	58,0
29-	8,1	7°2	31,1	5,8	57,6	8,1	7°2	27,3	5,8	56,4
1950										
12-I	8,1	10°	32,7	6,4	68,7	8,1	9°6	29,2	7,2	75,6
25-	8,1	4°	31,6	6,8	63,2					
10-III	8,1	9°6	27,4	6,0	62,3	8,1	9°5	27,4	6,4	65,0
29-	8,1	11°	28,1	6,4	67,9	8,1	11°	27,8	6,8	72,1
13-IV	8,1	11°6	33,2	7,2	78,7	8,1	11°6	28,2	6,0	63,6
18-	8,1	11°8	34,4	6,8	75,5	8,1	12°2	28,2	6,8	73,2

Tabl. 13. — *pH, teneur en oxygène dissous et pourcentage de saturation en rivière d'Auray.*

salinité comme facteurs de variations, la teneur en oxygène dissous sera exprimée en pourcentage de la saturation, grâce aux tables de Fox (1907) qui donnent le nombre de millilitres d'oxygène dissous à saturation dans un litre d'eau de mer pour toutes les valeurs de température et de salinité.

Voisine de la saturation en été, la teneur en oxygène diminue pendant l'hiver en aval comme en amont. A la même date, les différences entre stations sont minimes. La teneur diminue en même temps que la température et tend à augmenter avec elle. En revanche, un même pourcentage de saturation peut être observé pour des salinités différentes (fig. 12).

Ainsi que l'a précisé Harvey (1949), « la concentration en oxygène dissous dépend de l'origine de l'eau, du temps où elle a été en contact avec l'air, de l'activité biologique, du rapport entre la

respiration et la photosynthèse ». Dans les eaux littorales, elle est principalement soumise à l'activité photosynthétique du peuplement végétal, liée elle-même à l'éclairement. Dans les estuaires, elle est de plus influencée par les variations de la salure et la teneur en particules en suspension. Il devient difficile dans un milieu hétérogène comme celui des rivières morbihannaises de préciser le facteur dont l'action est prépondérante.

Il reste que la teneur en oxygène dissous est toujours suffisante en rivière d'Auray pour assurer la survie des huîtres. Les valeurs les plus faibles sont relevées en hiver et coïncident avec une réduction de l'activité physiologique du mollusque ; les valeurs maximales sont atteintes lorsque s'accroît le métabolisme.

Fig. 12. — *Rivière d'Auray, saturation en oxygène dissous, en relation avec la température et la salinité;* en aval (——) et en amont (— —).

D) Les courants.

Nous avons fait une étude poussée des courants afin de connaître les possibilités de transport des éléments planctoniques et de déterminer les limites de leur déplacement.

Les résultats des lancers de flotteurs effectués entre 1951 et 1953 ont été déjà publiés (Marteil, 1956). Des flotteurs, d'un nouveau modèle, appelés « siphonophores » et utilisés avec succès en Méditerranée (Bougis et Ruivo, 1954), ont été immergés en 1956 ; ils sont constitués par une enveloppe de matière plastique et disposent d'une dérive longue d'un mètre, convenablement lestée pour les soustraire à l'action des vents. Les résultats obtenus avec les siphonophores sont identiques à ceux des bouteilles lestées. Nous résumerons donc les informations fournies par les expériences réalisées au cours de quatre années, dans des conditions différentes de marée et de vent.

Baie de Quiberon. En morte-eau, les flotteurs immergés par le travers de la presqu'île, au-dessus du gisement huîtrier, ont dérivé dans des directions différentes selon qu'ils avaient été jetés au flot ou au jusant. Le flot les a portés vers le golfe du Morbihan, le jusant vers l'estuaire de la Vilaine et la pointe de Piriac (fig. 13). En vive-eau, le flot les a entraînés, pour la plupart, vers le goulet de Port-Navalo, le jusant vers le sud-est et les rivages, plus ou moins lointains, de Hoedic, Pornic, Noirmoutier, Oléron et Arcachon.

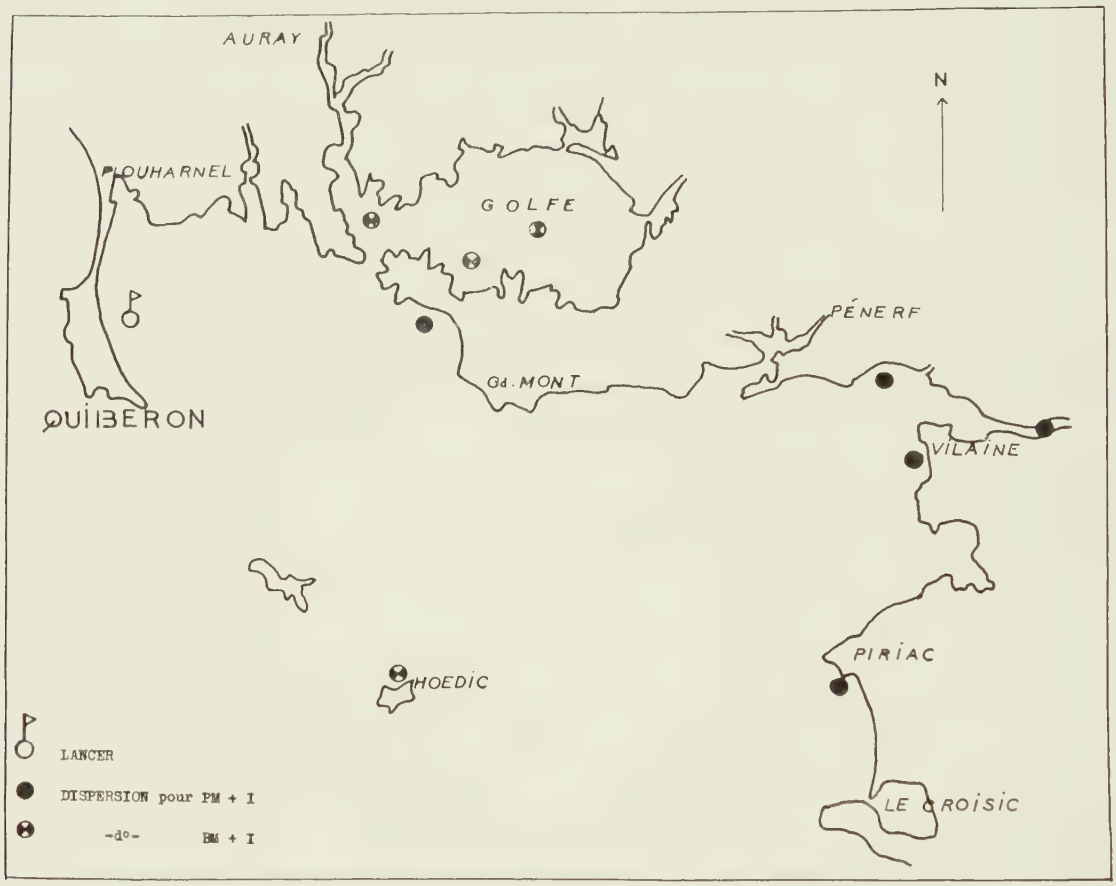


Fig. 13. — *Dispersion des flotteurs de surface lancés en baie de Quiberon.*

Baie de Plouharnel et rivière de Crach. La dispersion des flotteurs lancés dans cette région a toujours été limitée. La découverte a eu lieu rapidement, aux abords immédiats ou à l'intérieur de la baie ou de la rivière.

Secteur Pénerf-Vilaine. Lancés en rivière de Pénerf, au début du jusant, les flotteurs ont été dirigés vers l'ouest jusqu'à la pointe du Grant Mont, vers le sud jusqu'à la pointe de Piriac. Immergés au large, sur le plateau de la Recherche ou en rade de Pénerf, ils ont été repoussés vers les rives de l'estuaire (fig. 14) comme le furent les flotteurs jetés à l'embouchure de la Vilaine (fig. 15).

Rivière d'Auray et golfe du Morbihan. Les points d'échouage se répartissent à l'intérieur de la rivière et du golfe, sur le littoral de la presqu'île de Rhuys mais aussi au sud de la Loire jusqu'à Arcachon et Mimizan (fig. 16).

Ces différents essais mettent en évidence les données suivantes :

la dispersion, à partir de la baie de Plouharnel et de la rivière de Crach, est faible ;

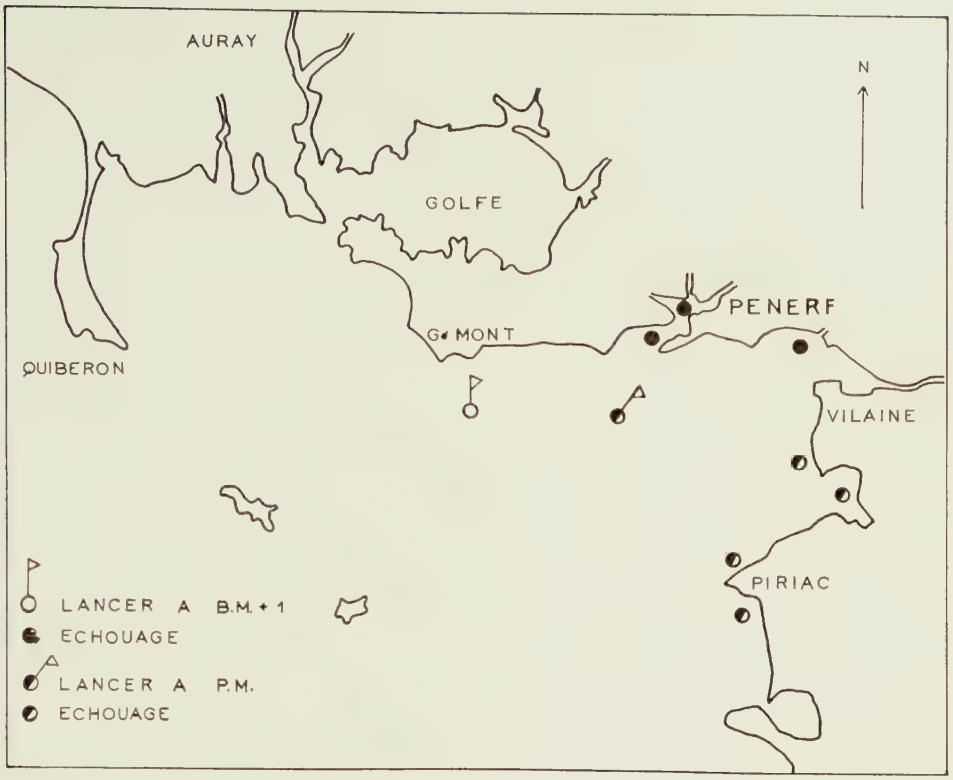


FIG. 14. — *Dispersion des flotteurs de surface lancés au large de la rivière de Pénerf.*

FIG. 15. — *Dispersion des flotteurs de surface lancés à l'embouchure de la Vilaine.*

le golfe du Morbihan « appelle » les eaux de la baie de Quiberon et celles de la rivière d'Auray;
les flotteurs immergés en rivière d'Auray subissent parfois un entraînement considérable ;
il existe un bassin Pénerf-Vilaine, limité par l'alignement pointe du Grand Mont - pointe de Piriac.

FIG. 16. — *Dispersion des flotteurs de surface lancés en rivière d'Auray et dans le goulet de Port-Navalo.*

Influence des marées sur les courants.

Pour étudier l'allure et l'importance des courants pendant deux périodes différentes de marée, nous avons suivi la course de flotteurs immergés dont l'expérience nous avait montré qu'ils étaient pratiquement insensibles à l'action du vent. Les distances parcourues en rivière d'Auray, pendant la durée du jusant, en vive-eau et en morte-eau, sont rapportées dans la figure 17.

L'étude des variations de salinité en un point donné pendant un cycle de marée nous a précédemment appris qu'en période de vive-eau, nous assistions à une translation des masses d'eau de l'amont vers l'aval, phénomène dont l'intensité se trouvait considérablement réduite en morte-eau.

Les informations fournies par le transport des flotteurs se trouvent confirmées et permettront de juger de l'influence de la force de la marée sur la dispersion des larves.

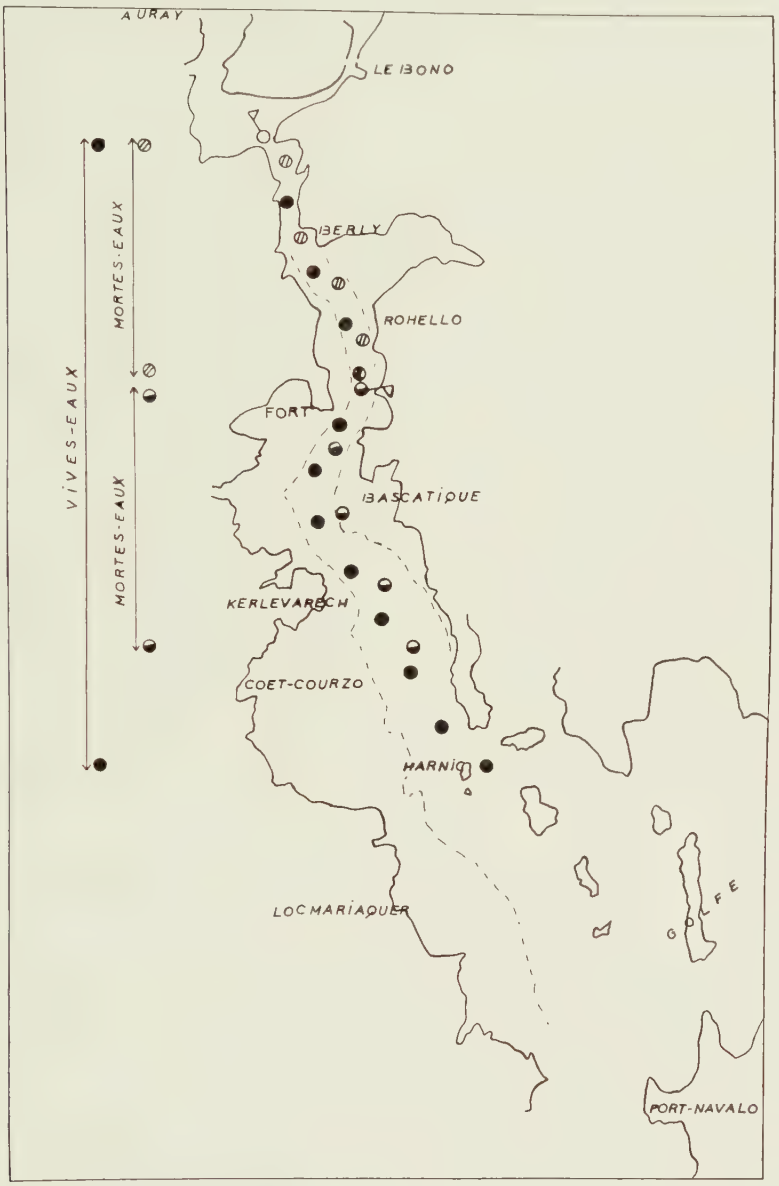


FIG. 17. — *Rivière d'Auray, dérive des flotteurs inmmergés* (en mortes-eaux et en vives-eaux).

E) Les sources de nourriture.

L'huître ingère les organismes du plancton les plus divers : débris d'algues et spores, diatomées, flagellés, larves d'invertébrés, crustacés... La matière organique dissoute constitue d'autre part, comme l'a montré RANSON (1927), une source importante de nourriture.

Eléments	17 août			10 sept.			6 oct.		
	V	P	A	V	P	A	V	P	A
Copépodes	+++	+++	++	+	++	+	+	+++	+
— nauplii		++	+++	+	+	+	+	+	+
Cirripèdes nauplii	++	+		+	+	+	+	+	+
Larves d'*Ostrea*	+	+	++		+	++		+	
Gryphaea								+	
lamellibranches	+		+		+	+		+	
gastéropodes	+	+	+++	+	+++	+		+	
Foraminifères	+				+	+			
Ceratium	+								+
Peridiniens									+
Tintinnides	+			+	+	+			
Melosira			+	+	+				+
Coscinodiscus	±±±	+		++	+	++	+++	+	++
Rhizosolenia						++			+
Biddulphia sinensis	+++		+	±±±	+		±±±		
— mobiliensis	±±±		++	+		+++	+		
Synedra	++			+		+	+		
Pleurosigma balticum	+	+	+	+	+	+	+	+	
— angulatum				+		+	+		
— fasciola					+				
Navicula ostrearia				++	++				
— autres					+++	+			
Nitzschia	+	+	+	+	+				
Lithodesmium undulatum	++			+			+		

TABL. 14. — *Variation de la composition du plancton en Vilaine (V), à Pénerf (P) et en rivière d'Auray (A) en août, septembre et octobre 1954* (+ présence; ++ peu nombreux; +++ très nombreux; ±±± exceptionnellement abondant).

Eléments	1956				1957				
	S	O	N	D	J	F	M	A	M
Copépodes	+++	+++	+	+	+++	+		++	+++
— nauplii	+	+	+	+	+			++	++
Cirripèdes nauplii					+++			++	±±±
— cypris								+	
Larves de lamellibranches				+				+	
gastéropodes	+	+	+	+	+			+	++
annélides			+						+
Foraminifères					+			+	
Ceratium	+			+	+			+++	
Péridiniens			+	+				+	
Zoés de décapodes	+							+	
Larves d'ascidies								+	++
Melosira		+	+++	+++		+++			+
Coscinodiscus	+	+	+	+	++			++	
Rhizosolenia			+					+++	
Chaetoceros			+					++	
Biddulphia sinensis	+++	+	+	+	+				
— mobiliensis			+						
— favus		+	+						
Thalassiothrix			+	+				±±±	
Pleurosigma		+	+	+		+		+	
Grammatophora	+			+	+				

TABL. 15. — *Variation annuelle de la composition du plancton en rivière d'Auray (1956-1957)* (+ présence; ++ peu nombreux; +++ très nombreux; ±±± exceptionnellement abondant).

1° Le plancton. Borde J. (1938) a donné la composition moyenne du plancton des rivières et du golfe du Morbihan pendant les mois de juillet et d'août 1935 et 1936. Le zooplancton y était représenté par des copépodes, des nauplii de copépodes et de cirripèdes, des larves de gastéropodes et de lamellibranches ou d'annélides, des péridiniens. Le phytoplancton comprenait une vingtaine d'espèces des genres *Melosira, Coscinodiscus, Chaetoceros, Biddulphia, Grammatophora, Achnantes, Rhabdomena, Pleurosigma,* etc... Comme le soulignait Borde « la composition du plancton était très variable, aussi bien pour un même lieu à des dates différentes quoique rapprochées, que dans différents lieux rapprochés à la même date ».

Nous avons étudié, à diverses reprises, la composition du plancton en diverses rivières dans les conditions de pêche utilisées par Borde. Les résultats confirment les variations observées par lui (tabl. 14). C'est ainsi qu'en rivière d'Auray, ont été retrouvés de septembre 1956 à mai 1957, la plupart des éléments signalés en 1935 et 1936 (tabl. 15). Les copépodes étaient présents pendant toute cette période; les nauplii de cirripèdes apparaissaient en janvier 1957 pour devenir extrêmement nombreux en mai. Parmi les diatomées, *Melosira, Coscinodiscus* et *Pleurosigma* étaient les plus constamment représentées. En avril, le nombre d'espèces et le nombre d'individus dans chaque espèce augmentaient ; c'était le « réveil printanier ». En dépit des fluctuations observées, certains éléments apparaissent chaque saison ou presque, à la même date et au même lieu (tabl. 16).

Eléments	1950	1951	1952	1953
Copépodes	+	+	+	+
Nauplii de copépodes	+	+	+	+
Cirripèdes nauplii	+	+	+	+
— cypris	+	+	+	+
Larves de lamellibranches	+			
— gastéropodes	+	+	+	+
— annélides	+	+		
Foraminifères		+		
Melosira	+	+	+	+
Coscinodiscus	+	+	+	
Rhizosolenia	+	+		
Chaetoceros	+	+	+	+
Biddulphia sinensis				+
— mobiliensis	+			+
— biddulphiana	+		+	
Bacillaria		+		+
Thalassiothrix		+		
Pleurosigma	+	+	+	+
Navicula	+	+	+	+
Nitzschia	+	+	+	

Tabl. 16. — *Composition du plancton en un même lieu, à la même date* (rivière d'Auray, le 22 mai).

Le zooplancton domine pendant l'été en rivière d'Auray. Des évaluations numériques le mettent en évidence (tabl. 17). Le 5 juillet 1950, le rapport phytoplancton/zooplancton était à Auray de 0,13; il était de 0,05 les 17 et 18 juillet, les copépodes et leurs nauplii représentant, ensemble, 70 et 90 % des espèces animales. Ce rapport était de 0,9 à Morlaix le 5 juillet, de 2,8 le 17 et de 0,83 le 18. Il était de 1,1 en rivière de Crach, de 4 à Etel et de 2,3 à Pénerf le 5 juillet.

Si le plancton des rivières d'Auray, de Crach et de Pénerf est généralement composé des mêmes espèces principales, celui de la Vilaine est caractérisé par une abondance exceptionnelle de certains éléments (*Coscinodiscus* et *Biddulphia*) pendant une grande partie de l'année.

2° Les matières organiques dissoutes. Les variations de la teneur des eaux en matière organique dissoute ont été étudiées en 1957 et 1958 dans la baie de Plouharnel et en rivière d'Auray.

La quantité d'oxygène empruntée au permanganate a été mesurée en milieu acide et en présence de sulfate de manganèse pour remédier à l'action des chlorures (Giral, 1927 ; Boury, 1929).

Date	Morlaix	Auray	Crach	Pénerf	Etel
5-VII.					
Phytoplancton ..	39	25	33	102	41
Zooplancton	43	185	28	44	10
rapport	0,9	0,13	1,1	2,3	4
17-VII.					
Phytoplancton ..	96	13			
Zooplancton	34	249			
rapport	2,8	0,05			
18-VII.					
Phytoplancton ..	36	8			
Zooplancton	43	158			
rapport	0,83	0,05			

Tabl. 17. — *Evaluation quantitative du plancton en 1950* (les chiffres indiquent, en milliers, le nombre probable d'éléments par trait de pêche d'une durée de 15 minutes).

L'analyse était effectuée dans les trois heures suivant le prélèvement, ce qui rendait inutile l'addition d'antiseptique.

Les résultats portés au tableau 18 sont exprimés en milligrammes d'oxygène cédé. Fisher

Date	Plouharnel			Auray		
	S ‰	T°	O_2 mg/l	S ‰	T°	O_2 mg/l
1957						
23-VII	35,5	18°5	6,054	34,7	18°5	5,099
22-VIII	35,2	18°8	1,959	34,7	18°4	6,010
17-IX	35,8	17°4	2,039	35,0	16°5	2,653
30-X	35,1	14°7	6,272	35,2	14°3	5,004
14-XI	35,1	10°1	6,875	34,1	10°7	4,723
31-XII	34,9	8°3	3,464	33,3	7°9	4,392
1958						
28-I	33,8	7°6	3,524	32,1	7°1	4,307
26-II	32,6	6°7	4,310			
27-III	28,7	9°5	3,551	26,0	9°2	5,149
10-IV	32,6	8°7	4,785	29,7	9°1	4,056
13-V	33,7	14°9	2,400	31,9	16°	5,614
10-VI	33,2	17°5	3,076	32,4	17°	2,937

Tabl. 18. — *Teneur en matières organiques dissoutes dans les rivières d'Auray et Plouharnel* (les prélèvements étaient effectués à pleine mer, dans les couches profondes, en morte-eau).

(1929), Chauchard (1935), Hatton (1937), et Ricci (1957), travaillant en milieu alcalin, les ont exprimés en millilitres de permanganate sous le nom de « pouvoir réducteur de l'eau de mer » (P.R.). Quel que soit le mode d'expression, toujours arbitraire, l'intérêt réside dans les variations observées.

Ces mesures montrent que la teneur en matières organiques dissoutes présente des valeurs tantôt très voisines tantôt très différentes d'un centre à l'autre ou d'un mois à l'autre. On constate l'absence de relation entre ces variations et les fluctuations de la salinité ou de la température (fig. 18).

FIG. 18. — *Variation de la teneur en matières organiques dissoutes, en relation avec la température et la salinité;* (— —) rivière d'Auray, (——) baie de Plouharnel.

On sait, par les travaux cités, que l'agitation de l'eau, l'action des vases, l'activité photo-synthétique du peuplement végétal, les apports terrigènes sont autant de causes de variations, interférant entre elles.

On notera que les fonds de la station de Locqueltas, en rivière d'Auray, sont plus vaseux que ceux de la baie de Plouharnel où, par contre, l'agitation due au vent est plus sensible, la hauteur d'eau au moment des pleines mers de morte-eau n'y atteignant pas trois mètres. C'est ainsi que la valeur de 6 mg/l relevée le 23 juillet 1957 peut avoir été provoquée par le fort clapotis observé au moment du prélèvement. Inversement, la teneur de 1,959 mg/l a été mesurée par temps absolument calme, une eau parfaitement limpide permettant de voir très distinctement le sol.

Il devient, dès lors, difficile de mettre en évidence un accroissement saisonnier correspondant, par exemple, à une augmentation de la population planctonique. Il reste aléatoire de comparer des centres voisins pour en apprécier l'aptitude à la culture des mollusques en se basant, comme le suggère RICCI (1957), sur la valeur du pouvoir réducteur de l'eau de mer, lorsque diffèrent : nature des sols, peuplement végétal, exposition aux vents ou profondeur.

En résumé, les données écologiques réunies dans ce premier chapitre soulignent la diversité des milieux où vivent les huîtres du Morbihan. Certains facteurs (salinité, courants, composition du plancton) présentent d'une rivière à l'autre de grandes différences.

Les chapitres suivants montreront l'influence de ces milieux complexes sur la reproduction et l'établissement d'*Ostrea edulis* et l'implantation de *Gryphæa angulata.*

CHAPITRE II

L'HUITRE PLATE

OSTREA EDULIS LINNÉ

Reproduction et écologie

Depuis Hoek (1884) qui décrivit la morphologie et l'anatomie des organes de reproduction d'*Ostrea edulis*, Sparck (1925), Orton (1927, 1933) et Cole (1942) ont précisé la sexualité de l'espèce.

On sait, par leurs travaux, qu'*Ostrea edulis* est hermaphrodite protandrique et présente une sexualité consécutive rythmique. Selon Cole, il n'existerait pas d'hermaphrodites fonctionnels mais on note fréquemment des phases de transition où spermatozoïdes mûrs et ovocytes en formation coexistent. En Grande-Bretagne, les huîtres ne fonctionneraient comme mâles qu'au cours de leur deuxième été et pourraient devenir femelles fonctionnelles vers la fin de la même saison; les individus âgés passeraient par les deux phases sexuelles au moins une fois par an.

L'espèce est incubatrice. Si les spermatozoïdes sont immédiatement rejetés à l'eau, les ovocytes mûrs sont conservés dans la cavité palléale où, après fécondation, ils se développent pendant quelques jours. Les larves émises passent par un stade pélagique avant de se fixer sur un substrat et de former, éventuellement, des bancs.

On étudiera en ce chapitre, les diverses phases de la reproduction de l'huître plate des rivières du Morbihan et l'établissement des gisements naturels en fonction des facteurs écologiques précédemment définis.

SOUS-CHAPITRE 1

LA GAMETOGENESE

1. - METHODE D'EVALUATION ET MATERIEL

Afin d'exprimer numériquement l'état sexuel de nombreux individus sur une longue période, il est utile d'avoir recours à une méthode statistique permettant de donner une valeur aux états successifs du développement des glandes génitales.

Diverses méthodes ont été proposées pour *Mytilus edulis* et *Gryphaea angulata* (Chipperfield, 1953 ; Vilela, 1954 ; Lubet et le Dantec, 1957). Nous avons, nous-mêmes, de 1954 à 1956, réparti en différents stades les états de développement de l'huître portugaise (Marteil, 1957).

Nous utilisons, depuis plusieurs années pour *Ostrea edulis*, une échelle très voisine de celle que CHIPPERFIELD a décrite pour la moule ; elle comprend les stades suivants :

stade 0 : gonade vide ;

stade 1 : début de la gamétogenèse, apparition des follicules ;

stade 2 : gonade bien développée, la dissociation des gamètes reste difficile ;

stade 3 : stade dit de réplétion maximale, les gamètes s'écoulent sous une faible pression, c'est le stade de maturité ;

stade 4 : c'est le stade de ponte et d'incubation que l'on peut subdiviser ;

4 a : les œufs viennent d'être expulsés de la gonade dans la cavité palléale où ils forment une masse « laiteuse » ;

4 b : l'incubation est terminée, les coquilles larvaires donnent à l'ensemble des embryons une coloration « gris ardoise », les larves sont prêtes à être émises dans l'eau ambiante.

Il serait possible de noter un stade intermédiaire, entre 4 a et 4 b, où les coquilles des larves en voie de formation donnent une coloration « gris clair ». Eventuellement, nous en ferons état.

La méthode est empirique ; elle permet cependant de suivre le développement sexuel et de saisir le moment de ponte. L'examen porte chaque fois sur 100 individus adultes âgés d'au moins trois ans, prélevés au hasard dans le contenu d'une drague tirée sur chacun des gisements des rivières morbihannaises entre les mois de mai et d'août, à intervalles réguliers d'environ huit jours. Les rivières d'Auray et de Crach, où sont immergés la plupart des collecteurs préparés par les ostréiculteurs, ont été les mieux étudiées ; nous avons cependant examiné des échantillons provenant de la baie de Quiberon, de la rivière de Pénerf et de la rade de Brest. Nos examens ont porté, de 1955 à 1958, sur plus de 23 000 individus selon la répartition donnée dans le tableau 19.

Gisement	1955	1956	1957	1958
Riv. d'Auray				
Plessis	1 100	1 000	1 100	1 100
Ste Avoye	1 000	1 000	1 100	1 000
Locqueltas	880	1 175	1 100	1 000
Ours	950	1 000	1 100	1 040
Riv. de Crach				
Pierre Jaune	400	800	700	600
Cuhan	400	800	700	400
Baie de Quiberon		250	210	377
Riv. de Pénerf	300	100		
Rade de Brest			990	

TABL. 19. — *Répartition par gisements des examens faits de 1955 à 1958.*

Ces observations systématiques d'huîtres adultes ont été complétées par l'examen de jeunes individus dits « de 18 mois » mais en réalité âgés d'exactement deux ans au moment du prélèvement. Le tableau 20 ne rapporte que les observations faites sur trois gisements ; ceux du Plessis et de l'Ours en rivière d'Auray, celui de Pierre Jaune en rivière de Crach. Le premier se trouve dans la partie amont de la rivière, à proximité d'Auray ; le second est actuellement le banc huîtrier situé le plus près de l'embouchure. Les conditions hydrologiques auxquelles ils sont soumis sont donc différentes.

2. - LE CYCLE SEXUEL ; SES VARIATIONS

L'examen du tableau 20 montre que la rapidité du développement sexuel subit des variations d'une année à l'autre, d'une rivière à l'autre et, parfois, dans une même rivière, suivant la situation du gisement. Ces variations peuvent être mises en évidence par la comparaison des dates auxquelles le pourcentage maximum d'huîtres parvient au stade 3, précédant immédiatement la ponte.

Date	PLESSIS						OURS						PIERRE JAUNE					
	Stades						Stades						Stades					
	0	1	2	3	4a	4b	0	1	2	3	4a	4b	0	1	2	3	4a	4b
1955																		
1-VI	57	20	15	8	0	0												
6	34	30	25	9	0	0	16	34	24	22	4	0	13	33	37	11	6	0
13	26	31	18	18	7	0	1	18	29	37	12	3	2	15	34	38	6	5
20	18	29	28	18	4	3	7	20	27	26	14	6	5	26	22	29	13	5
29	12	25	34	17	12	0	3	34	21	28	9	5	3	29	27	30	6	5
6-VII	10	37	24	28	0	1	5	29	27	31	0	8						
12	5	51	19	11	10	4	8	27	26	28	8	3						
20	8	30	52	8	2	0	4	28	32	24	2	10						
27	1	46	33	17	2	1	1	56	26	8	6	3						
3-VIII	0	62	31	4	3	0	0	86	4	7	1	2						
1956																		
15-V	20	41	34	5	0	0	4	50	42	4	0	0						
25	20	40	30	10	0	0	5	39	40	15	1	0	9	30	35	25	1	0
4-VI	16	25	40	15	4	0	14	32	43	9	2	0	3	19	41	26	8	3
12	13	22	44	20	0	1	3	17	44	27	8	1	1	9	43	38	5	4
18	9	18	34	35	4	0	3	16	38	38	3	2	7	8	31	40	7	7
26	8	16	23	42	7	4	8	11	27	41	11	2	1	14	29	39	7	10
4-VII	13	32	15	33	4	3	12	22	20	30	13	3	7	13	26	47	4	3
12	26	36	18	18	1	1	32	15	22	19	6	6	4	9	19	45	14	9
18	34	24	17	12	11	2	32	23	9	16	4	5	8	11	38	30	8	5
25	31	28	24	14	1	2	35	20	14	19	7	5						
1957																		
25-IV	84	12	4	0	0	0	22	52	23	3	0	0						
23-V	31	37	23	9	0	0	12	22	31	34	1	0	8	10	27	48	7	0
31	15	39	30	16	0	0	5	22	27	39	6	1	1	8	26	51	8	6
7-VI	23	34	27	13	3	0	5	10	36	42	5	2	2	5	38	47	4	4
14	8	33	32	26	0	1	4	15	27	39	10	5	3	28	19	29	14	7
21	12	32	24	17	6	9	1	29	24	27	11	8	3	40	23	22	11	1
29	19	37	19	27	0	0	6	25	32	35	0	4	5	18	38	26	6	7
5-VII	8	35	27	18	6	6	11	32	25	23	5	4	9	27	31	20	11	2
13	10	31	39	18	2	0	11	40	15	23	1	10						
23	11	30	39	14	5	1	10	36	28	9	3	4						
30	3	41	40	16	0	0	10	35	31	15	8	0						
1958																		
10-IV	35	48	15	2	0	0	55	33	12	0	0	0						
12-V	9	53	27	11	0	0	6	40	44	10	0	0						
28	7	42	30	19	2	0	8	25	45	18	4	0	2	27	39	29	2	1
3-VI	6	44	36	14	0	0	7	33	40	18	2	0	10	31	26	32	0	1
11	21	30	24	21	5	0	13	12	41	28	5	1	7	15	30	31	14	3
20	14	24	33	27	0	2	17	27	32	23	3	6	10	15	23	42	7	3
26	26	26	19	14	15	0	12	37	21	19	2	9						
3-VII	14	31	35	12	1	7	28	32	24	13	3	0	21	26	21	20	4	8
11	38	35	10	9	8	0	44	24	7	15	3	7						
18	41	31	12	14	0	2	33	42	9	12	1	3						
25	25	30	28	14	3	0	38	38	16	6	2	0						

TABL. 20. — *Cycle sexuel* d'Ostrea edulis *sur les gisements amont (Plessis) et aval (Ours) de la rivière d'Auray et sur le banc de Pierre Jaune en rivière de Crach (1955-1956-1957-1958).*

Elles peuvent être représentées graphiquement (fig. 19). De 1955 à 1958, le pourcentage maximum d'huîtres parvenues à maturité a été enregistré aux dates que rapporte le tableau 21.

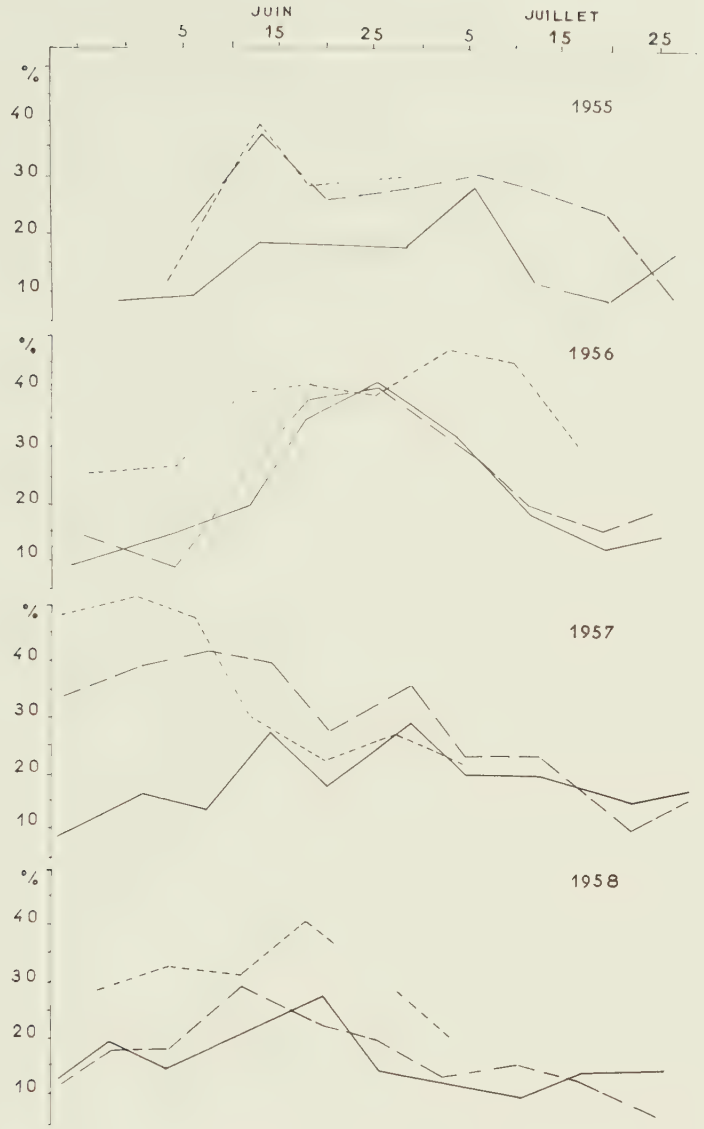


FIG. 19. — *Fréquence du stade de maturité sexuelle pendant la reproduction* d'Ostrea edulis *(1955-1958) sur les bancs du Plessis (——) et de l'Ours (— —) en rivière d'Auray, de Pierre Jaune en rivière de Crach (- - -).*

Année	Rivière d'Auray				Rivière de Crach	
	Plessis (amont)		Ours (aval)		Pierre Jaune	
1955	6/VII	28 %	13/VI	37 %	11/VI	38 %
1956	26/VI	42	26/VI	41	3/VII	47
1957	29/VI	27	7/VI	42	31/V	51
1958	20/VI	27	11/VI	28	20/VI	42

TABL. 21. — *Dates auxquelles le pourcentage maximum d'huitres est parvenu au stade de maturité.*

Les conclusions suivantes peuvent en être tirées.

a) *En ce qui concerne les dates :*

les huîtres des différents gisements d'une même rivière ou de deux rivières très voisines ne parviennent que rarement ensemble à maturité ;

des écarts, importants d'une année à l'autre, sont enregistrés pour le même gisement d'une rivière donnée : 31 mai 1957, 11 juin 1957, 20 juin 1958, 4 juillet 1956 sur Pierre Jaune (rivière de Crach).

des écarts existent, selon les années, dans une même rivière, suivant la situation du gisement ; par exemple, Auray,

aval : 13 juin 1955, 7 juin 1957, 11 juin 1958.

amont : 6 juillet 1955, 29 juin 1957, 20 juin 1958.

b) *En ce qui concerne les pourcentages :*

ils sont toujours élevés en rivière de Crach et compris entre 38 et 51 % ;

ils sont encore forts dans la partie aval de la rivière d'Auray et compris entre 37 et 42 % ;

ils sont beaucoup plus variables et parfois beaucoup plus faibles sur les gisements amont de la même rivière : 27 à 42 %.

Nos observations montrent encore que le développement des gonades est généralement plus rapide chez les huîtres des bancs aval que chez celles des bancs amont de la rivière d'Auray et plus rapide à Crach qu'en rivière d'Auray. Boury (1928), étudiant la reproduction des huîtres du Morbihan, estimait que « l'eau moins chaude qui baigne les bancs les plus proches de la mer ralentit l'activité des organes génitaux et retarde la maturité de leurs produits ». Il tirait cette conclusion, non de l'examen des huîtres elles-mêmes, que les circonstances ne lui permettaient pas de faire, mais de la courbe représentative des émissions de larves. En réalité, la maturité des gonades est observée plus tôt sur les bancs d'aval que sur les bancs d'amont, en rivière d'Auray.

3. - ROLE DES FACTEURS ECOLOGIQUES

1° Température.

Boury (1928) soulignait l'influence probable de la température sur la rapidité du développement sexuel chez *Ostrea edulis,* ce que confirmait Orton (1928) en constatant que c'était des huîtres trouvées dans les eaux peu profondes, où l'élévation de température est plus rapide, qui pondaient les premières. Bierry et Gouzon (1939) affirmaient que le développement génital dépend surtout de la température et, accessoirement, des conditions de nutrition. Korringa (1941) estimait, lui aussi, que la maturité était fonction du temps et de la température.

Nos observations confirment le rôle joué par la température de l'eau dans les premières phases du cycle sexuel.

Année	T° air janvier-avril	Dates de la maturité
1955	— 4,7	11 juin
1956	— 10,2	3 juillet
1957	+ 3,4	31 mai

Tabl. 22. — *Corrélation entre la température des premiers mois de l'année et la maturité sexuelle.*

a) Une corrélation existe entre la rigueur des hivers et les dates auxquelles le pourcentage maximum d'huîtres arrive à maturité. La somme des écarts des températures moyennes de l'air avec la normale, de janvier à avril, représente valablement les caractéristiques de l'hiver et du début du printemps. Si on la compare aux dates de pourcentage maximum (stade 3) en rivière de Crach, on obtient une correspondance étroite que reflète le tableau 22.

b) Une corrélation existe entre la température de l'eau pendant les premiers mois de l'année et les dates auxquelles sont relevés les pourcentages maxima de maturité. C'est ainsi qu'en 1956, l'écart enregistré entre les rivières d'Auray et de Crach peut être relié au retard observé dans le réchauffement des eaux dans le second de ces centres (tabl. 23).

Mois	Crach	Auray (aval)
Janvier	+ 7°8	+ 9°
Février		4°5
Mars	6°3	7°5
Avril	11°	13°
Mai	13°7	16°
Maturité observée le	3 juillet	26 juin

TABL. 23. — *Relation entre température de l'eau et maturité en 1956.*

Mois	1955		1956	
	Amont	Aval	Amont	Aval
Janvier	9°2	8°2	8°5	9°
Février	8°1	8°2	3°	4°5
Mars	6°8	7°1	7°5	7°5
Avril	12°3	11°9	14°2	13°
Mai	15°1	14°	16°5	16°
Maturité le	6/VII	13/VI	26/VI	26/VI
% atteint	28	37	42	41

TABL. 24. — *Températures de l'eau, date de maturité et pourcentage atteint, en amont et en aval de la rivière d'Auray, en 1955 et 1956.*

On doit toutefois constater que l'influence de la température est moins évidente lorsqu'il faut expliquer les variations d'un gisement à l'autre d'une même rivière (Auray). En 1955, le stade de maturité est atteint chez le plus grand nombre d'huîtres le 13 juin sur les bancs d'aval (37 %) et seulement le 6 juillet (28 %) sur les bancs d'amont. En 1956, ce stade est observé le 26 juin dans les deux sites et la proportion est quasi-identique (41 % et 42 %). Les températures de l'eau aux deux stations pendant les premiers mois de l'année (tabl. 24) ne justifient pas, à elles seules, les variations relevées en 1955. Le refroidissement a été légèrement plus sensible en amont qu'en aval, en 1955 et 1956, mais le réchauffement a été plus rapide dans les deux cas. Un écart de trois semaines a cependant séparé les dates de maturité chez les huîtres des deux biotopes et le pourcentage d'individus parvenant au stade 3 a été plus faible en amont qu'en aval.

Le facteur température ne saurait donc, à lui seul, expliquer les variations constatées entre gisements aval et amont de la rivière d'Auray, tant en ce qui concerne la date que le pourcentage maximum d'huîtres parvenant à maturité.

2° Salinité.

C'est l'un des facteurs qui, nous l'avons précédemment montré, présente les plus grandes variations en rivière d'Auray. Il nous paraît donc utile d'en examiner l'incidence sur le développement sexuel des huîtres de ce centre.

Les hivers 1954-55, 1955-56, ne se différencient pas seulement par leurs caractéristiques thermiques mais aussi et surtout, par l'importance de la pluviosité et, corrélativement, par les variations de la salure des eaux. Sons l'effet des crues de l'hiver 1954, la salinité des eaux superficielles de la partie amont de la rivière d'Auray est tombée à 4,9 en décembre, à 2,2 en janvier, à 8,5 en février (tabl. 25). En 1955-1956, au même endroit, les salinités ne sont jamais descendues au-dessous de 31 ‰. Dans les couches profondes, les variations sont également nettes si l'on se rappelle que les prélèvements étaient effectués à l'heure de la pleine mer. Les salinités resteront ainsi inférieures à 27 ‰ au-dessus du gisement du Plessis pendant trois mois alors qu'elles ne descendront guère au-dessous de 30 ‰ en aval.

L'effet des basses salinités ou des variations de salinité a été étudié par HOPKINS (1936) par BUTLER (1949) et par LOOSANOFF (1952) sur *Ostrea gigas* et *Crassostrea virginica ;* par BOUXIN (1931) et RICCI (1957) sur *Mytilus edulis* et *Mytilus galloprovincialis.*

Leur action se manifeste de diverses façons. Elle peut entraîner la mort. C'est ainsi que nous avons constaté des mortalités importantes lorsque des mollusques sont transférés, sans précaution, de régions à salinité élevée en des rivières affectées par les crues. Le phénomène n'est pas toujours immédiatement perceptible ; il peut se produire plusieurs semaines plus tard alors que la salinité est redevenue normale. Ce sont les crues de 1953 qui ont provoqué des pertes considérables dans le stock d'huîtres plates des côtes de l'Essex et du Kent en Angleterre (Cole, 1954).

Dans tous les cas, une modification brutale de la salinité arrête ou ralentit la filtration de l'eau par le mollusque. Le retour à une activité normale dépend à la fois de l'amplitude et du sens de la variation ainsi que de la température, une température élevée augmentant l'action néfaste des basses salinités. Dans un estuaire soumis au flux et au reflux, les variations de salinité en période de crue sont incessantes ; l'adaptation aux nouvelles conditions de milieu en est contrariée.

Les crues ne provoquent pas seulement une diminution de la salure ; elles augmentent considérablement la *turbidité*, les eaux de ruissellement étant chargées de matières en suspension. Or, Loosanoff et Tommers (1948) ont montré qu'une concentration de matières inertes de 0,1 g par litre réduisait de 40 % le taux de filtration chez *Gryphaea virginica ;* une concentration de 1 g par litre le réduirait de 80 %.

Mois	1954-1955				1955-1956			
	Aval		Amont		Aval		Amont	
	fond	surf.	fond	surf.	fond	surf.	fond	surf.
Novembre	34,2	34,2	31,4	24,6	35,1	35,0	35,4	34,9
Décembre	32,3	30,5	27,4	4,9	34,8	34,8	34,3	34,2
Janvier	30,4	19,9	27,6	2,2	34,0	34,1	31,9	31,2
Février	29,4	28,2	26,5	8,5	33,6	33,5	31,8	31,0
Mars	31,4	31,3	30,2	25,9	32,7	32,5	31,7	31,4
Avril	32,0	32,0	30,6	29,6	33,6	33,6		

Tabl. 25. — *Rivière d'Auray. Salinités (‰), à pleine mer, dans les parties aval et amont, au fond et en surface.*

Ainsi, basses salinités et turbidité se conjuguent pour réduire le taux de filtration de l'huître vivant dans les parties amont de la rivière d'Auray. La nutrition en est perturbée ; les matières de réserve ne peuvent être accumulées pendant la phase de repos sexuel ou seront utilisées à d'autres fins que la gamétogenèse.

Les répercussions sur le développement des gonades sont certaines. C'est ainsi que le 1er juin 1955, 57 des 100 huîtres provenant du banc du Plessis, le plus exposé à la dessalure, sont très maigres : gonade vide, glande digestive apparente. Seul, un faible pourcentage des coquillages de cette station parviendra au stade 3. Mais au lieu de recouvrir entièrement la masse viscérale, comme ils le font normalement, les follicules ne s'étendent que sur une partie. Les quantités d'œufs pondus et de larves incubées seront proportionnelles au volume des produits génitaux et ne formeront pas cette masse compacte que l'on observe chez les huîtres en bonne santé. En revanche, la gamétogenèse se déroulait normalement chez les huîtres du gisement de l'Ours, en aval, moins exposées à la dessalure.

En 1956, après un hiver sec où les salinités sont restées élevées en aval et en amont (tabl. 25), le développement des gonades s'est déroulé de façon identique chez les huîtres des divers gisements. Sur tous les bancs, le pourcentage maximum de mollusques parvenant au stade de maturité a été le même, à la même date.

Nos observations montrent donc qu'une diminution brutale de la salinité et, corrélativement, une augmentation de la turbidité pendant une grande partie de l'hiver, provoquent chez *Ostrea edulis* un retard important du développement des gonades et une réduction du pourcentage maximum d'huîtres parvenant au stade de maturité.

3° Nourriture.

La gamétogenèse requiert l'utilisation de réserves alimentaires et, par conséquent, l'apport en temps opportun d'une nourriture appropriée.

La composition du plancton des rivières morbihannaises a été donnée dans le premier chapitre de ce mémoire. On a souligné déjà l'abondance du zooplancton en été. Les observations faites pendant le développement sexuel d'*Ostrea edulis* ont conduit à rechercher une relation entre la présence de certaines formes planctoniques, leur abondance et la rapidité de maturation des gonades (tabl. 26). Les éléments dénombrés ont été, conventionnellement, rapportés à un coup de filet d'une durée de quinze minutes.

La plupart des éléments planctoniques sont présents dans les deux rivières de Crach et d'Auray à la même date, les stades larvaires de cirripèdes étant beaucoup plus nombreux en rivière d'Auray qu'à Crach où les balanes étaient rares jusqu'en 1958, année d'apparition d'*Elminius modestus* Darwin qui a désormais colonisé ce biotope (tabl. 27).

Le nombre des éléments est plus élevé en rivière d'Auray qu'en rivière de Crach. Le nombre des larves d'huîtres est toujours plus fort dans le premier centre que dans le second ; c'est vraisemblablement une conséquence de la diversité des conditions hydrologiques. Or le développement sexuel des huîtres de la rivière d'Auray n'a pas été plus rapide que celui des mollusques de la rivière de Crach, bien que les organismes planctoniques y aient été plus abondants. Le pourcentage maximum d'individus parvenant au stade de maturité a été relevé le 13 juin à Auray, le 11 juin à Crach.

La même conclusion pourrait être tirée des examens pratiqués en 1957 sur les gisements aval et amont de la rivière d'Auray (tabl. 28).

C'était l'apparition massive de larves de cirripèdes, de bryozoaires et de gastéropodes qui provoquait l'augmentation des organismes du zooplancton en avril et mai 1957 ; *Melosira, Pleurosigma, Rhizosolenia, Thalassiothrix, Biddulphia* étaient les principaux éléments du phytoplancton. Les chiffres rapportés confirment l'augmentation de la masse planctonique au printemps. On sait aussi qu'une prolifération des animaux du plancton conduit à une diminution rapide des diatomées et autres formes dont ils se nourrissent.

Il reste que la plupart des espèces dont la présence est constamment signalée dans les rivières du Morbihan, dans les conditions de récolte, sont peu ou pas assimilables par l'huître. Leroux (1956) a montré que des formes comme *Pleurosigma, Biddulphia, Coscinodiscus, Chaetoceros,* toutes de grande taille et souvent munies d'épines siliceuses, peuvent être communes dans le plancton et rares dans les contenus stomacaux. *Navicula, Grammatophora, Cocconeis* constitueraient l'une des principales sources de nourriture, avec les organismes du nannoplancton. Deveze (1953, 1955) a souligné, d'autre part, le rôle des bactéries marines dans l'alimentation des êtres marins, un parallélisme étroit existant entre les fluctuations de la biomasse planctonique et celles des populations bactériennes. Nous ne disposons d'aucune information, en ce domaine, pour les rivières du Morbihan.

Les matières organiques dissoutes peuvent, enfin, comme nous l'avons dit, servir à l'alimentation des huîtres. Les résultats que nous avons précédemment rapportés ne mettaient pas en évidence une augmentation saisonnière de la teneur en matières organiques, qui puisse avoir une incidence sur le développement sexuel des huîtres des rivières morbihannaises. Les teneurs relevées sur les gisements des parties aval et amont de la rivière d'Auray sont généralement très voisines lorsqu'elles ne sont pas identiques (tabl. 29) ; les différences intéressent l'un ou l'autre des bancs.

Il convient enfin de noter que pour utiliser les éléments mis à sa disposition l'huître doit rencontrer des conditions favorables, ce qui n'est pas le cas lorsque les salinités sont basses ou varient brutalement.

On considèrera donc que la température et la nourriture sont des facteurs importants du développement des gonades d'*Ostrea edulis* lorsque les conditions de salinité sont normales ; en revanche, une dessalure prolongée perturbera cette première phase du cycle sexuel.

Date	Crach		Auray	
	Z	P	Z	P
16-II	500	15 500	17 000	19 500
17-III	7 500	56 500	68 000	96 500
Maturité	13 juin		11 juin	

TABL. 26. — *Nombre d'éléments du zooplancton (Z) et du phytoplancton (P) pendant le développement sexuel d'*Ostrea edulis *(1955).*

Date	Crach	Auray
16-II	copépodes	copépodes
		cirripèdes
	navicules (+)	navicules (+)
	Melosira	Melosira
	Biddulphia	Biddulphia
		Nitzschia
		Coscinodiscus
		Grammatophora
17-III	copépodes	copépodes
		cirripèdes (cypris)
	Ceratium	Ceratium
		Tintinnides
	navicules (+)	navicules (+)
	Thalassiothrix	Thalassiothrix (+)
	Melosira	Melosira
	Chaetoceros	Biddulphia
	Coscinodiscus	Coscinodiscus
	Nitzschia	Rhizosolenia
		Pleurosigma

TABL. 27. — *Composition du plancton pendant le développement sexuel en 1955* (les + indiquent l'élément dominant).

Date	Aval		Amont	
	Z	P	Z	P
21-II	350	5 900	2 200	11 700
10-IV	65 500	29 500	196 000	75 000
21-V	35 100		249 000	2 600
Maturité	7 juin		29 juin	

TABL. 28. — *Nombre d'éléments du zooplancton (Z) et du phytoplancton (P) sur les gisements de la rivière d'Auray (1957).*

Date	Aval	Amont
1958		
27-III	5,149	5,149
10-IV	4,056	3,605
13-V	5,614	3,578
10-VI	2,937	3,251
11-VII	2,153	1,846
8-VIII	2,551	3,141
22-IX	2,473	2,969
23-X	1,333	1,333
1959		
20-I	2,019	2,330
19-II	3,297	3,297
18-III	2,378	2,378
16-IV	1,260	2,810

TABL. 29. — *Teneur en matière organique dissoute dans les parties aval et amont de la rivière d'Auray* (en mg/l d'O_2 emprunté au permanganate de potassium).

SOUS-CHAPITRE 2

LA PONTE

Chez *Ostrea edulis*, espèce incubatrice, les œufs ne sont pas immédiatement rejetés dans l'eau ambiante comme le sont les spermatozoïdes ; ils sont conservés dans la cavité palléale pendant le premier développement des larves. On appellera donc *ponte*, l'expulsion des gamètes femelles hors des gonades et *émission*, ou essaimage, la libération des larves incubées.

Les œufs, après leur expulsion, forment dans la chambre branchiale une masse compacte de couleur blanche. On dit les huîtres « laiteuses » ; c'est le stade 4 a de notre échelle d'évaluation. Après fécondation, l'apparition des coquilles larvaires donnera à l'ensemble une coloration grise devenant de plus en plus sombre jusqu'à la teinte « gris-ardoise » (stade 4 b).

La ponte, chez l'huître femelle, peut être décelée de diverses manières. On peut en déduire la date probable et l'intensité à partir de l'examen des courbes représentatives des émissions de larves, lorsqu'on connaît la durée d'incubation et la taille des embryons. C'est la méthode suivie par KORRINGA (1947) pour établir sa théorie de la périodicité lunaire dans la ponte d'*Ostrea edulis*. On peut encore, comme l'a fait ORTON (1925), ouvrir un nombre suffisant de géniteurs et noter directement l'état des individus. C'est, à notre avis, la méthode la plus valable lorsqu'il est possible de la pratiquer. C'est celle que nous avons utilisée.

Nos examens portaient, chaque fois, sur cent huîtres adultes provenant du même emplacement ; elles étaient donc soumises aux mêmes conditions de milieu, ce qui n'avait pu être réalisé dans tous les essais d'ORTON.

1. - DEBUT DE LA PONTE ; SA DUREE

L'apparition des premières pontes, en Morbihan, suit les fluctuations du développement des gonades. C'est ainsi que le phénomène a débuté plus tôt en 1957 qu'en 1955 et qu'en 1956 ; il a, de la même façon, commencé sur les gisements aval de la rivière d'Auray avant de se manifester sur les gisements amont. On peut s'en convaincre en notant les dates auxquelles les premiers mollusques parvenaient au stade 4 a ou encore, en rivière de Crach notamment, en comparant les pourcentages successifs d'huîtres atteignant ce stade (tabl. 30).

Année	Crach		Auray				Observations
			aval		amont		
1955	4 juin	6 %	6 juin	4 %	6 juin	2 %	
1956	26 mai	1	25 mai	1	4 juin	4	O en amont le 25 mai
1957	23 mai	7	23 mai	1	7 juin	3	O en amont le 31 mai.
1958	29 mai	5	28 mai	4	28 mai	2	

TABL. 30. — *Dates des premières pontes (stade 4a) en rivière de Crach (Pierre Jaune) et en rivière d'Auray, en aval (Ours) et en amont (Plessis).*

La durée de la ponte chez *Ostrea edulis* en Morbihan ne peut être précisée ; nos prélèvements systématiques ont cessé, en effet, pour des raisons diverses, à la fin du mois de juillet, parfois plus tôt.

De multiples examens ont cependant montré qu'on pouvait trouver des huîtres incubant des embryons pendant les mois d'août et de septembre et, exceptionnellement, pendant les premiers jours d'octobre. Des larves existent dans le plancton jusqu'en septembre et peuvent évoluer jusqu'au stade de fixation.

2. - INTENSITE DE LA PONTE

On note l'apparition, au cours de la saison, d'une ou de plusieurs périodes de forte ponte. Les dates auxquelles on les observe varient, ici encore, selon l'emplacement du gisement et suivant l'année (tabl. 31). Les pontes maximales arrivent généralement 5, 6, 7 ou 8 jours après qu'aient été atteints les pourcentages les plus élevés d'huîtres parvenant au stade 3, dit de maturité.

Afin de connaître la proportion d'huîtres prenant part à la ponte, nous cumulerons les stades 4 a et 4 b, comme l'ont fait d'autres auteurs (tabl. 32). ORTON (1926) trouvait, dans les rivières anglaises, des pourcentages d'huîtres « laiteuses » et « ardoisées » variables suivant la qualité des individus. Chez des mollusques dont il ne donnait pas l'âge mais dont la taille approchait de 6 cm,

il dénombrait 6,43 % de « laiteuses » pour des huîtres dont le développement s'était effectué normalement et 5,07 % pour celles dont la coquille épaisse, la forme irrégulière, témoignaient d'une croissance perturbée. Les pourcentages d'huîtres « ardoisées » étaient respectivement de 8,27 et de 7,24 %. Mais les échantillons examinés par ORTON ne provenaient pas toujours du même endroit ; or les observations faites en rivière d'Auray font affirmer la nécessité de séparer les données de chaque gisement.

Année	Crach		Auray			
			Aval		Amont	
1955	18 juin	13 %	13 juin	12 %	29 juin	12 %
1956	10 juillet	14	26 juin 4 juillet	11 13	26 juin 18 juillet	7 11
1957	12 juin 20 juin	14 11	14 juin 21 juin	10 6	21 juin	6

TABL. 31. — *Dates et intensité des plus fortes pontes.*

Rivière	Gisement	Laiteuses (%)	Ardoisées (%)	Observations
Auray	Plessis	2,83	1,66	amont
	Ste Avoye	3,0	3,23	
	Locqueltas	3,2	2,4	
	Ours	5,83	3,5	aval
Crach	Pierre Jaune	7,7	4,5	
	Cuhan	8,1	5,6	
Quiberon		12,4	5,7	

TABL. 32. — *Pourcentage d'huîtres participant à la ponte.*

Le pourcentage d'huîtres, de même âge, participant à la ponte est donc plus élevé en baie de Quiberon que dans les autres rivières (fig. 20). Les pourcentages les plus faibles sont relevés dans la partie amont de la rivière d'Auray dont les huîtres sont de moindre qualité.

3. - AGE DES REPRODUCTEURS

On croit, communément, parmi les ostréiculteurs, que les premières larves décelées en rivière d'Auray sont émises par des huîtres jeunes, âgées de dix-huit mois à deux ans. Beaucoup pensent que ces embryons sont moins résistants, moins viables que ceux qui proviennent de sujets plus âgés.

On sait, depuis GERBE (1876) et DANTAN (1913), qu'*Ostrea edulis* est capable d'émettre des larves dès le second été, c'est-à-dire à l'âge d'un an. Nous l'avons vérifié en constatant, le 22 juillet 1954, la présence d'embryons chez un individu né en juin 1953. BOURY (1928) signalait que les bonnes fixations obtenues en 1927 en rivière de Crach, malgré l'indigence des huîtrières, devaient être attribuées aux stocks d'huîtres répartis au voisinage des parcs reproducteurs. Or, ces mollusques étaient presque tous nés en 1926. « Voilà un fait » concluait-il « qui confirme que les huîtres des côtes de Bretagne sont capables de pondre, dans une importante proportion, pour le moins dès leur deuxième été ». La preuve n'était cependant pas rapportée que ces mollusques avaient effectivement pondu.

Nos recherches ont porté sur des huîtres dites de « dix-huit mois » mais, en réalité, âgés très exactement de deux ans au moment des observations effectuées en juin 1955. Elles étaient prélevées en rivière d'Auray, sur les mêmes gisements que les autres individus habituellement examinés

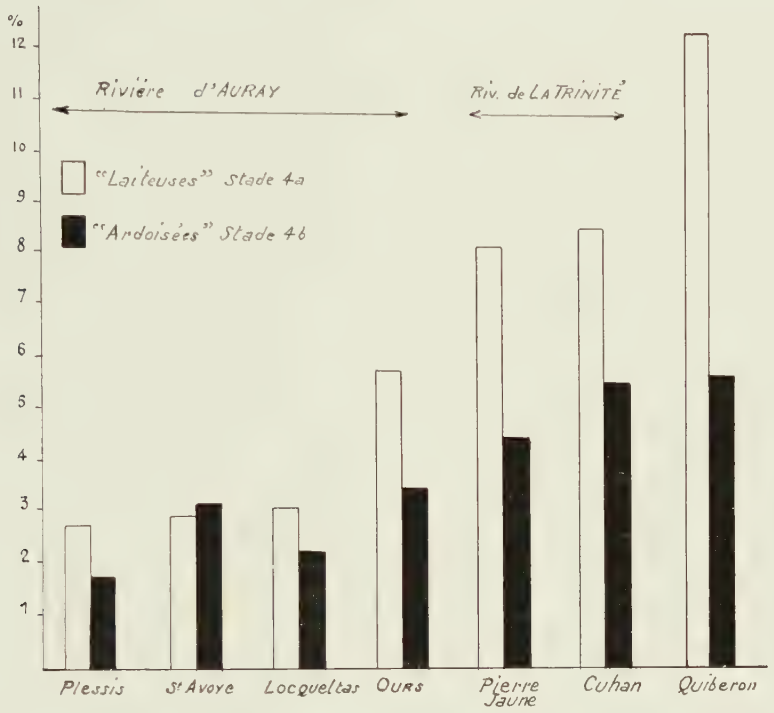


FIG. 20. — *Pourcentage d'huîtres participant à la ponte sur les gisements naturels (1955-1957).*

Gisement	Age (en années)	Stades					
		0	1	2	3	4a	4b
Plessis	2	48	32	12	7	1	0
	4	34	30	25	9	2	0
Locqueltas	2	80	8	6	6	0	0
	4	14	36	34	12	4	0
Rohello	2	2	66	24	8	0	0
	4	16	30	24	22	4	2
Ours	2	2	36	40	20	2	0
	4	1	18	29	37	12	3

TABL. 33. — *Cycle sexuel des huîtres de 2 ans et de 4 ans sur les gisements de la rivière d'Auray le 6 juin 1955.*

et recueillies en même temps qu'eux dans la même drague. Sur tous les bancs, les huîtres jeunes présentaient un retard aussi bien dans le développement des premiers stades de maturité que dans la ponte (tabl. 33). Rien ne permet donc d'affirmer que les premières larves émises, en rivière d'Auray, le sont par de jeunes mollusques.

L'âge des reproducteurs interviendrait plus certainement, selon de nombreux auteurs, dans le nombre de larves produites. DANTAN (1913) estimait qu'une huître d'un an donnerait naissance à 100 000 embryons ; à deux ans, elle en incuberait 250 000, à trois ans et à un âge plus avancé, 750 000. ORTON, cité par KORRINGA (1941), a dénombré 525 000 larves dans une huître de trois ou quatre ans et même, exceptionnellement, 3 000 000 dans un individu de très grande taille. KORRINGA (1941) estimait qu'une huître marchande, âgée de quatre à cinq ans, serait susceptible de produire 1 000 000 de larves chaque fois qu'elle fonctionne comme femelle. COLE (1941), examinant des huîtres d'âge exactement connu, trouvait que le nombre d'œufs pondus par un individu augmentait considérablement avec l'âge, la production doublant pratiquement chaque année, pendant les quatre premières années. Il trouvait, en moyenne, 91 600 embryons dans une huître de un an, 218 000 dans une huître de deux ans, 462 000 dans un sujet de trois ans et 902 000 dans celui de quatre ans. On en pourrait déduire que l'huître plate n'est adulte qu'à l'âge de quatre ans.

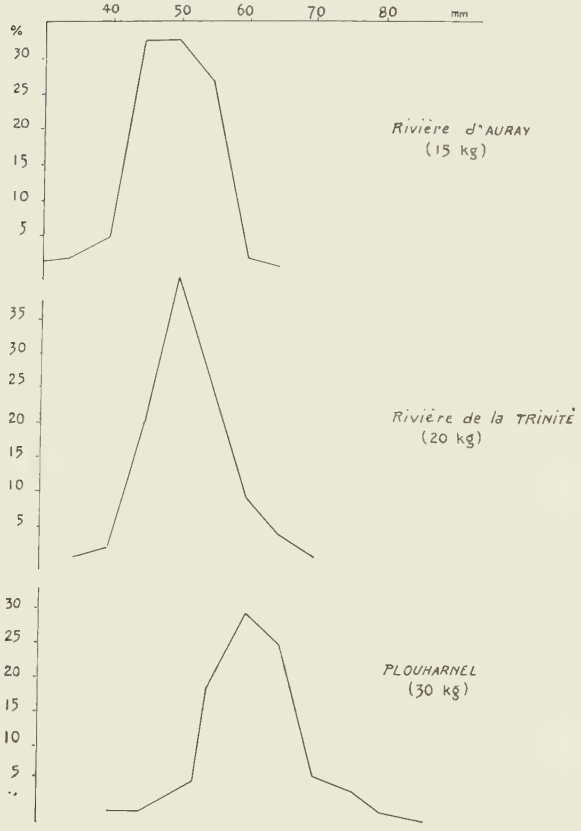


FIG. 21. — *1953 : taille des huîtres de 2 ans en fonction du poids (par milliers d'huîtres).*

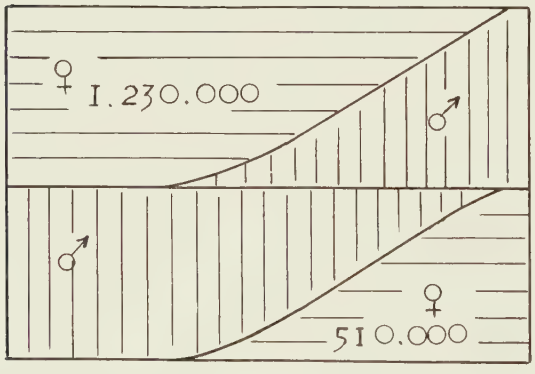


FIG. 22. — *Effet possible du changement de sexe sur l'intensité relative des phases mâles et femelles.* Les chiffres indiquent le nombre moyen, probable, d'embryons produits par chacune des deux catégories de femelles (d'après COLE, 1941).

En fait, et tous ceux qui ont dénombré des embryons le reconnaissent, la production de larves n'est pas seulement fonction de l'âge ni de la taille mais aussi du volume de chair et de la condition du mollusque. Il n'existe pas de corrélation entre l'âge et le poids (fig. 21). La croissance dépend, avant tout, comme l'engraissement, des possibilités offertes par le milieu, possibilités de nutrition mais aussi d'assimilation. Ce n'est pas essentiellement la densité de la nourriture ni sa qualité qui permettent le développement plus rapide des huîtres fixées sur des piquets, à quelque distance du sol, ou de celles qui sont déposées en caisses surélevées (LEROUX, 1956), ni de celles qui vivent sur les sols fermes, de sable ou de galets, tels qu'on en trouve dans les baies ouvertes ou les parties aval des rivières. Dans toutes ces stations, l'animal peut utiliser, au mieux, la nourriture absorbée parce qu'il n'a pas à dépenser d'énergie à combattre l'effet de l'envasement, l'action de la turbidité ou des variations de salinité qui perturbent son activité dans les parties amont des rivières.

Le nombre d'embryons diminuerait, enfin, au cours de la saison de reproduction (COLE, 1941). Serait-ce la conséquence d'un changement de sexe intervenu entre-temps ? La première phase, mâle ou femelle, serait toujours, quantitativement, la plus forte (fig. 22). Si l'huître fonctionne d'abord comme femelle, elle peut utiliser les réserves accumulées. Si, de mâle, elle devient femelle, elle n'aurait plus à sa disposition les réserves suffisantes à une abondante production de larves.

4. - INFLUENCE DU MILIEU

1° Température.

La ponte est-elle déterminée par une température donnée ou favorisée par certaines valeurs de température ?

***a)* Incidence de la température sur le début de la ponte.** LEENHARDT (1924), à l'issue de ses premières études sur la reproduction des huîtres en Morbihan, affirmait : « la ponte débute à 15° ». Divers auteurs lui ont reproché ultérieurement cette conclusion, soulignant qu'un long délai s'écoulait parfois entre le moment où la température de 15° était atteinte et celui où les premières larves apparaissaient dans l'eau. LEENHARDT avait, cependant, pris soin de préciser que « la température ne peut donner une indication mathématique de la ponte ». Celle-ci ne saurait, en effet, commencer aussitôt l'élévation de température sans que soit achevée la maturation des gonades, ni se poursuivre, tout le frai ayant été émis, aussi longtemps que la température de 15° se maintiendra.

Année	Variations de t°		Ponte observée
1955	du 8 au 13 juin	— 1°5	13 juin sur l'Ours
	du 12 au 18 juin	+ 4°	18 juin sur P. Jaune
			20 juin sur l'Ours
	du 24 au 29 juin	— 3°	29 juin sur Plessis
	du 8 au 12 juillet	+ 2°	12 juillet sur Plessis
1956	du 18 au 25 juin	+ 2°5	26 juin sur l'Ours
			26 juin sur Plessis
	du 2 au 4 juillet	— 1°5	4 juillet sur l'Ours
	du 6 au 9 juillet	+ 2°	10 juillet sur P. Jaune
1957	du 30 mai au 5 juin	+ 4°	7 juin sur Plessis
	du 7 au 13 juin	— 2°5	12 juin sur P. Jaune
			14 juin sur l'Ours
	du 13 au 19 juin	+ 4°5	
	du 19 au 21 juin	— 2°	21 juin sur l'Ours
	du 26 juin au 5 juillet	+ 4°5	5 juillet sur Plessis

TABL. 34. — *Fluctuations de la température et début de la ponte chez* Ostrea edulis.

Il est exact, comme l'a noté KORRINGA (1947), qu'il s'écoule une période plus ou moins longue entre la date à laquelle la température de l'eau atteint 15° et le début de la ponte, et non plus, seulement, le moment de l'apparition des larves dans l'eau. Ce délai serait de 22 à 26 jours en Hollande ; en rivière d'Auray, de 1955 à 1958, il a varié de 9 à 30 jours.

En 1955, la ponte ne commence que le 6 juin sur le gisement du Plessis bien que la température de 15° ait été relevée dès le 6 mai ; elle est de 18°5 lorsque débute le phénomène à cette station.

En 1956, on enregistre 15° le 9 mai ; la ponte a lieu le 25 mai sur le gisement de l'Ours, le 4 juin sur celui du Plessis, alors que la température est toujours de 15°.

En 1957, la ponte débute le 23 mai à l'Ours pour une température moyenne de 15°5, celle de 15° ayant été notée le 14 ; elle ne se produit que le 7 juin à Plessis pour une température moyenne de 18°5.

En 1958, après avoir atteint 15° le 1er mai, s'être élevée à 17° dès le 5 avant de retomber à 15° le 16 mai et à 14°5 le 23, la température est toujours de 14°5 lorsque débute la ponte le 28 mai aussi bien sur l'Ours qu'au Plessis.

Cette variabilité témoigne qu'il n'y a pas une température critique de ponte pour l'ensemble des huîtres ni pour celles de l'un ou l'autre gisement. Le début de la ponte semble déterminé, non par un seuil de température, mais par les conditions ayant existé pendant le développement sexuel. On rappellera que le cycle sexuel s'est déroulé de façon identique en 1956 chez les animaux des bancs de l'Ours et du Plessis alors qu'il a présenté en 1957 comme en 1955 un retard important chez les huîtres de l'amont.

***b)* Incidence de la température sur le déclenchement de la ponte.** S'il n'existe pas de température critique de ponte, il semble bien que des variations de ce facteur, positives ou négatives, puissent provoquer le déclenchement du processus chez les animaux sexuellement mûrs. Des fluctuations de 2° à 4° ont fréquemment précédé l'apparition des plus fortes pontes (tabl. 34).

Cole (1939), dans ses essais de reproduction dans les bassins de Conway, avait observé que l'émission des larves suivait une élévation rapide de la température de 18° à 23°. Il estimait aussi qu'un soudain changement de 2° à 3° était susceptible de provoquer la ponte chez les femelles mûres immergées dans les conditions semi-naturelles des bassins. Nos observations tendent à confirmer que, dans les conditions naturelles, de rapides fluctuations de la température peuvent produire le même phénomène.

2° Salinité.

Aucune corrélation n'a été établie jusqu'ici entre les variations de salinité et la ponte, chez *Ostrea edulis,* bien qu'elles soient susceptibles de créer un déséquilibre favorable à l'expulsion des gamètes.

5. - PERIODICITE DE LA PONTE

L'existence de pontes massives a été constatée chez les huîtres du Morbihan comme elle l'a été en Angleterre ou en Hollande ; ce pourrait être la conséquence d'une évacuation synchronisée sous l'action de divers stimuli. Nous venons d'en examiner deux, température et salinité.

Chez *Gryphaea virginica* et *Ostrea gigas,* espèces non incubatrices, Galstoff (1930) a montré que, sous l'effet d'une substance particulière, une hormone probablement, les œufs pouvaient, chez des animaux réceptifs, stimuler l'éjaculation des mâles ; c'est le phénomène dit de « l'eggwater ». Nelson et Allison (1940), chez les mêmes huîtres, ont mis en évidence la présence d'une autre substance, la *diantline,* extraite des spermatozoïdes, qui augmente chez le mâle de 5 à 10 fois le taux de filtration de l'eau et permet chez la femelle une décontraction des muscles lisses favorisant l'évacuation des œufs. La présence de ces substances stimulantes n'a pas encore été mise en évidence chez *Ostrea edulis.* On n'a pas signalé, non plus, chez cette espèce, de relation entre le cycle sexuel et le cycle sécrétoire des cellules neurosécrétrices, localisées dans les ganglions nerveux, dont Lubet (1959) suggère l'existence chez *Chlamys varia* L. et *Mytilus edulis* L.

Le rythme de ponte observé chez l'huître plate, en revanche, a été attribué aux effets du cycle de marée, commandé lui-même par le cycle lunaire. Ce rythme lunaire a déjà été invoqué pour expliquer l'activité d'autres animaux marins, lamellibranches comme *Pecten opercularis* L., néréidiens comme *Perinereis cultrifera* Grube. Orton, dès 1925, en ouvrant périodiquement des huîtres de la rivière Fal, trouvait deux périodes principales de ponte, survenant toutes deux au moment de la pleine lune. Korringa en 1947 affirmait de façon encore plus explicite l'existence d'une périodicité lunaire chez *Ostrea edulis* de l'Escaut oriental, la nouvelle lune ayant pour lui les mêmes effets que la pleine lune. Il tirait cette conclusion de l'examen des courbes représentatives des émissions de larves. Constatant que la plupart des numérations maximales sont faites au moment des mortes-eaux, soit 10 jours environ après la pleine ou la nouvelle lune, sachant par ailleurs que la durée moyenne de l'incubation est d'environ 8 jours, il en déduisait que la ponte doit être maximale au moment des vives-eaux, qui surviennent 2 jours après la pleine ou la nouvelle lune. Les périodes habituelles d'émissions de larves étant connues, il pouvait, dès lors, formuler la règle suivante : « le grand maximum d'émission doit être attendu entre le 26 juin et le 10 juillet, 10 jours après la pleine ou la nouvelle lune ».

L'intérêt d'une telle méthode de prévision, à longue échéance, des moments de grande libération des larves ne saurait être sous-estimé, la production ostréicole reposant sur l'intensité des fixations de naissains.

La périodicité de la reproduction chez *Ostrea edulis* paraissait pouvoir être imputée selon KORRINGA, à « la séquence des mortes et vives-eaux dans les régions où l'influence de la marée est considérable », les différences rythmiques des pressions dans l'eau, en étant probablement la cause. Dans les conditions semi-naturelles des bassins insubmersibles, COLE (1939) n'avait, en effet, constaté aucune périodicité de la ponte ; SPARCK (1929) ne l'avait pas davantage observée dans le Limfjord.

Ainsi que le soulignait KNIGHT-JONES (1952) les observations faites antérieurement par les chercheurs français (HERMAN, 1938 ; LADOUCE, 1938) mettaient en évidence la présence d'émissions maximales de larves en mortes-eaux qui permettaient de supposer l'existence de pontes maximales en vives-eaux, dans les eaux du Morbihan et du Bassin d'Arcachon. On pourra se convaincre, en effet, que beaucoup d'essaimages parmi les plus importants surviennent en mortes-eaux.

Année	Gisement	P L	N L	Total (%)	P Q	D Q	Total (%)
1955		5,1	15,3	20,4	35,9	43,7	79,6
1956	Plessis	38,1	4,8	42,9	19,0	38,1	57,1
1957		9,1	0	9,1	40,9	50,0	90,9
1955		11,5	20,0	31,5	20,5	42,8	63,3
1956	Ste Avoye	54,1	8,3	62,4	8,3	29,3	37,6
1957		16,6	26,6	43,2	33,4	23,4	56,8
1955		31,2	43,8	75,0	6,3	18,7	25,0
1956	Locqueltas	30,3	12,1	42,4	33,3	24,3	57,6
1957		20,0	20,0	40,0	8,9	51,1	60,0
1955		7,2	29,1	36,3	27,3	36,4	63,7
1956	Ours	34,5	25,4	59,9	12,8	27,3	40,1
1957		22,0	28,0	50,0	20,0	30,0	50,0
1955		19,3	41,9	61,2	19,4	19,4	38,8
1956	Pierre Jaune	14,8	35,2	50,0	27,8	23,2	51,0
1957		22,9	22,9	45,8	24,6	29,6	54,2
1955		10,2	30,6	40,8	20,4	38,8	59,2
1956	Cuhan	18,2	34,6	52,8	12,6	34,6	47,2
1957		12,1	22,8	34,9	25,7	39,4	65,1

TABL. 35. — *Pourcentages de ponte chez* Ostrea edulis *de la rivière d'Auray (Plessis, Ste Avoye, Locqueltas, Ours) et de la rivière de Crach (Pierre Jaune et Cuhan) aux différentes phases du cycle lunaire.*

Il nous a paru toutefois nécessaire de vérifier, par l'examen direct des géniteurs, si des pontes maximales survenaient bien au moment des grandes marées. Nous avons donc effectué, dans toute la mesure du possible, nos prélèvements d'huîtres soit le jour des changements de phase lunaire, soit, en 1956 et 1957 particulièrement, deux jours après, nous mettant ainsi dans les meilleures conditions pour constater le phénomène.

Les figures 23 (a, b, c) représentent les pourcentages d'animaux se trouvant au stade 4 a de ponte (blanc-laiteux) à chacune des phases du cycle lunaire. On constate que les plus fortes pontes surviennent à des dates différentes sur les gisements d'une même rivière ou de deux rivières voisines, dans des conditions de marée différentes d'une année à l'autre.

Ces expulsions ont eu lieu :

en nouvelle lune sur l'Ours et sur Pierre Jaune les 18-20 juin 1955 mais en premier quartier sur Plessis le 29 juin ;

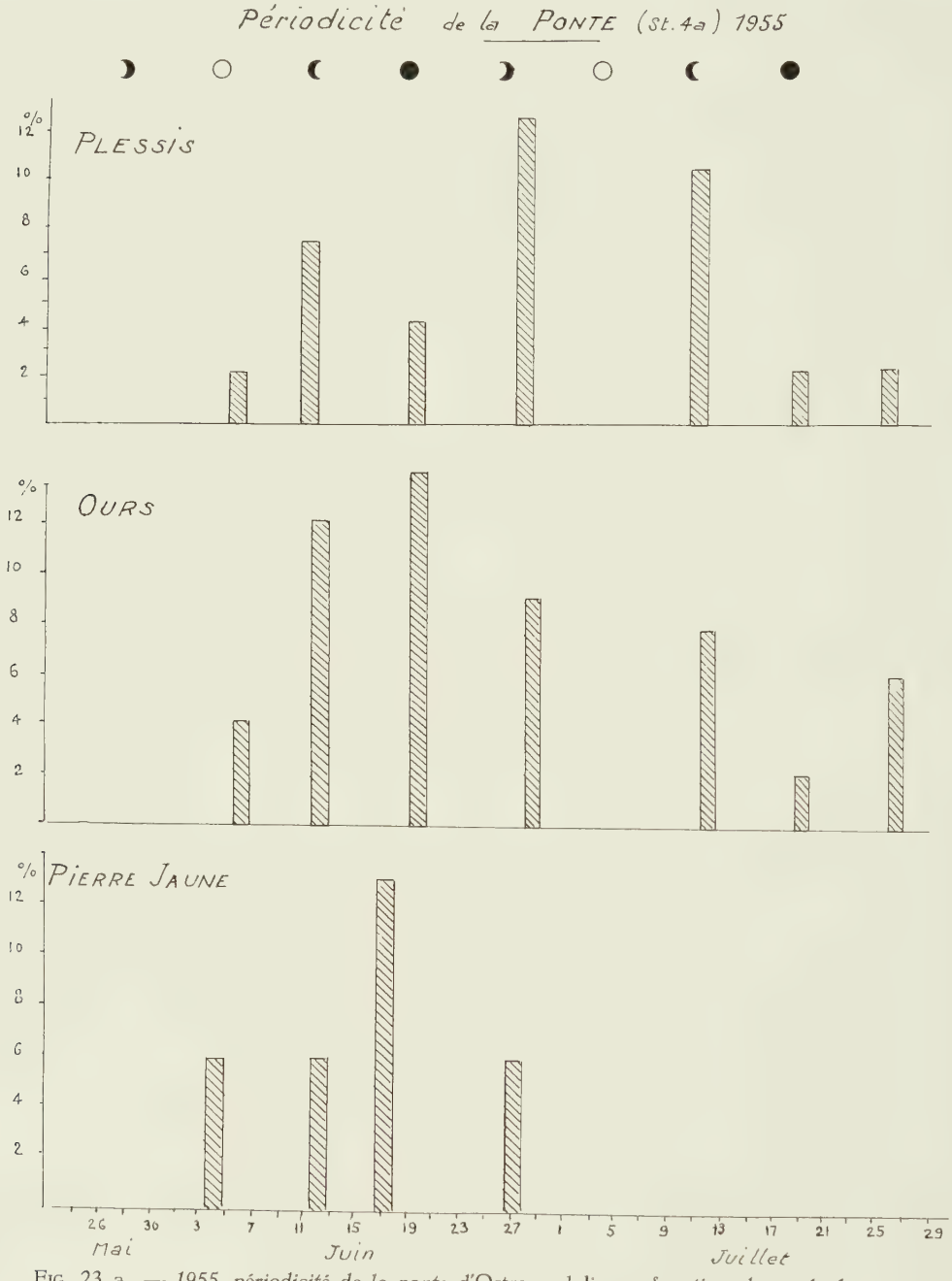


FIG. 23 a. — *1955, périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis *en fonction du cycle lunaire.*

en pleine lune sur Plessis et l'Ours le 26 juin 1956 mais aussi en dernier quartier le 4 juillet sur l'Ours et en nouvelle lune le 10 juillet sur Pierre Jaune ;

en pleine lune le 14 juin 1957 sur l'Ours et Pierre Jaune mais aussi en dernier quartier les 20 et 21 juin, en nouvelle lune le 30 juillet, etc.

Afin de connaître la répartition des pontes entre les différentes phases lunaires, nous avons rapporté, en pourcentage du nombre total d'huîtres venant de pondre (stade 4 a), les proportions relatives à chaque phase (tabl. 35). On peut difficilement conclure à une relation entre le cycle

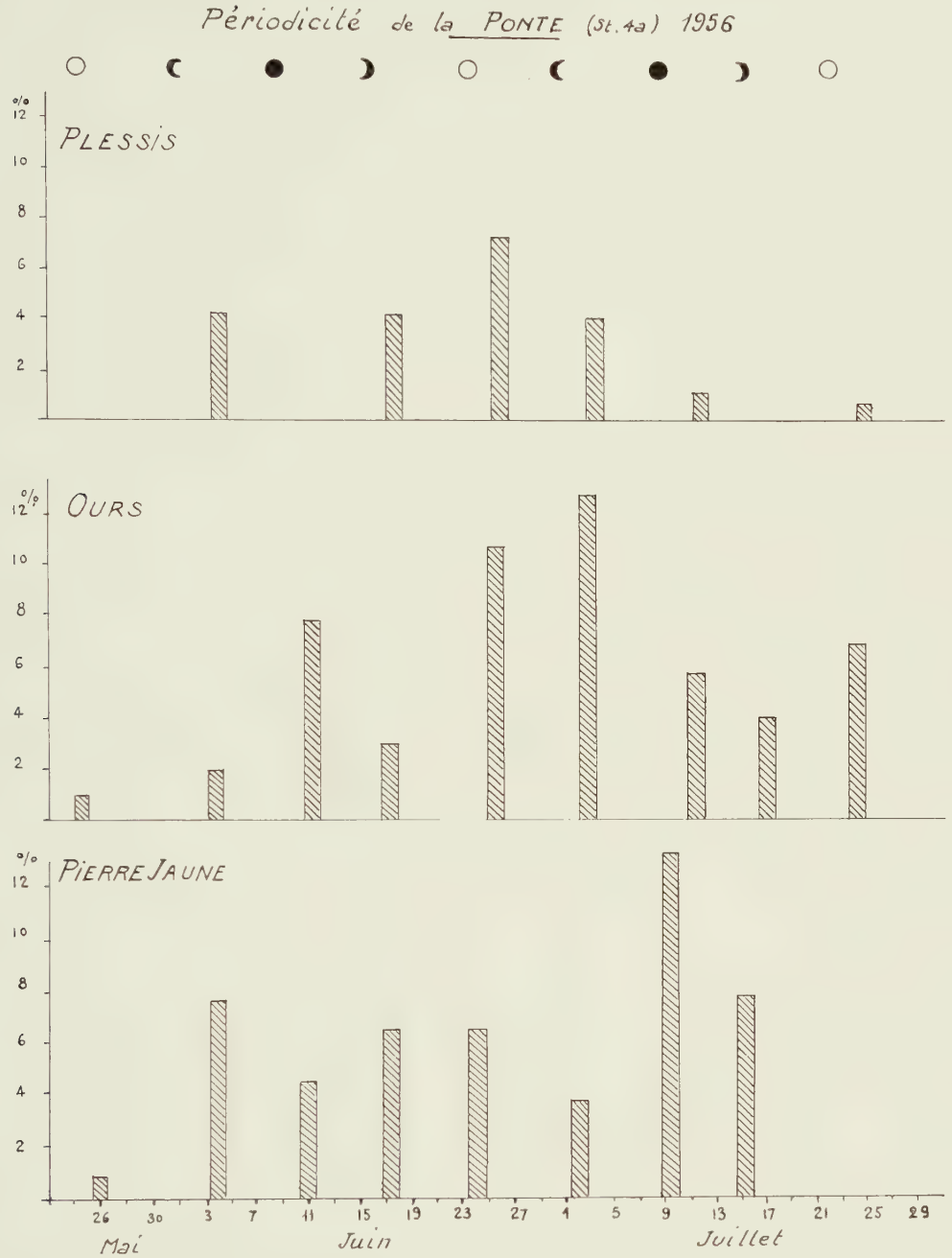


FIG. 23 b. — 1956, *périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis *en fonction du cycle lunaire.*

lunaire et le cycle de la reproduction d'*Ostrea edulis*. Les gisements du Plessis en rivière d'Auray et de Pierre Jaune en rivière de Crach sont établis à des niveaux semblables de marée ; l'activité génitale des huîtres y est fort différente. Les bancs de l'Ours à Auray et de Pierre Jaune à Crach

sont établis à des niveaux différents ; l'activité génitale des huîtres y est fort semblable. Comment les différences rythmiques de pression dans l'eau pourraient-elles être la cause des phénomènes observés ?

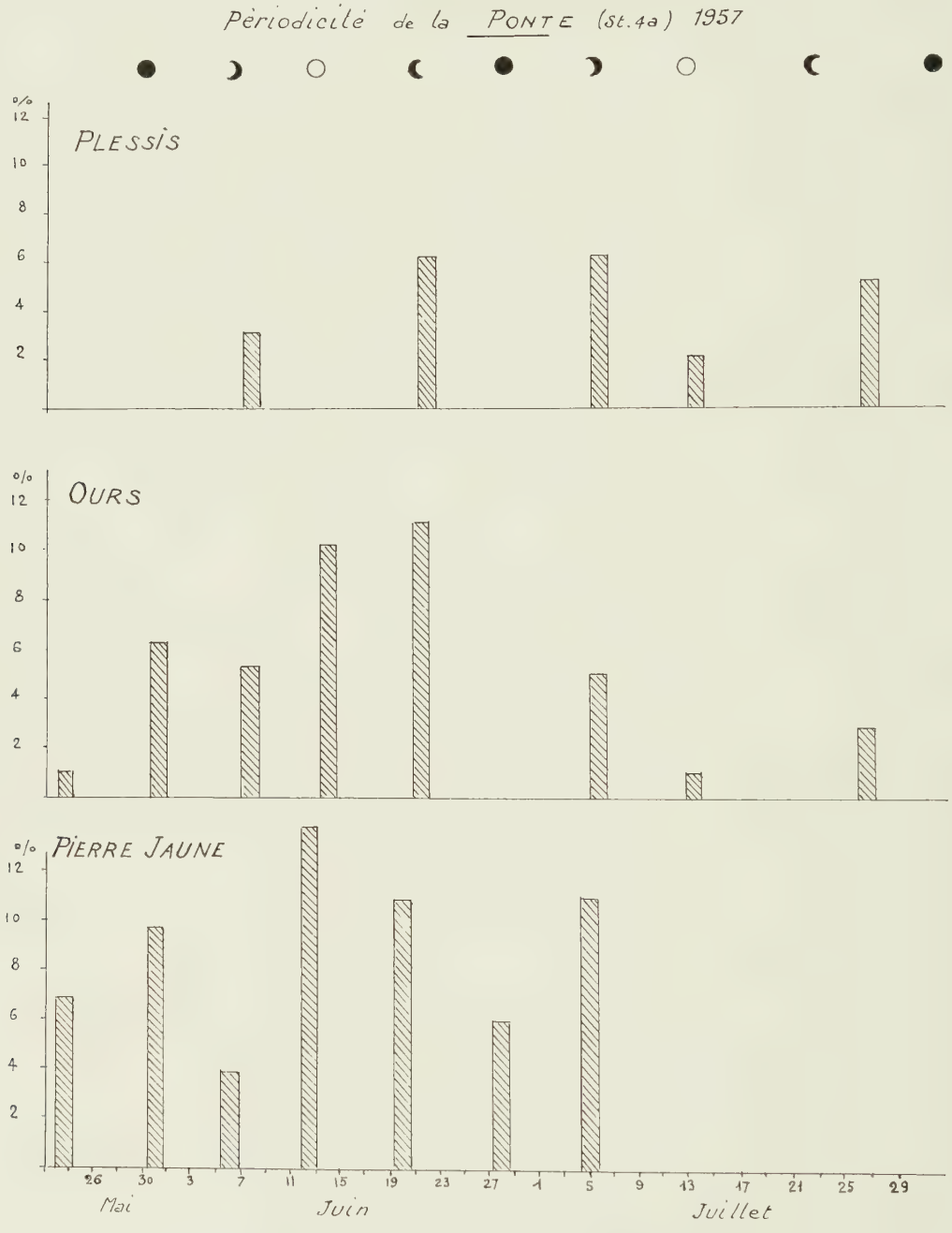


FIG. 23 c. — 1957, *périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis *en fonction du cycle lunaire.*

L'action des marées peut comme d'autres stimuli provoquer l'expulsion des gamètes chez les animaux sexuellement mûrs ; on ne peut affirmer qu'elle détermine la périodicité observée dans la ponte d'*Ostrea edulis.*

6. - DUREE DE L'INCUBATION

Entre le moment de la ponte, expulsion des gamètes, et celui de l'émission des larves, s'écoule un délai plus ou moins long au cours duquel l'huître incube les embryons nés des œufs fécondés. SPARCK (1925) a constaté qu'en bassin la durée de cette incubation était comprise entre 6 et 10 jours. Pour ORTON (1926, 1936, 1937), le stade « blanc laiteux » s'étalerait sur 3 à 3,5 jours, le stade « gris » sur 1,5 à 2 jours, le stade « ardoisé » durant 4 jours au moins. Selon ERDMAN (1934) l'incubation en bassin serait de 18 jours pour une température de 13° à 14°, de 14 jours pour une température de 17° à 18° et de 6 à 8 jours pour une température de 23°. KORRINGA (1947) l'évaluait à 8 ou 10 jours.

Nos observations permettent de fixer à 8 jours environ la durée moyenne de l'incubation chez les huîtres du Morbihan. On peut le déduire des examens effectués au début de la saison lorsque viennent d'apparaître les premières pontes. Le délai séparant le stade 4 a (blanc laiteux) du stade 4 b (ardoisé) a été, en effet, de 8 jours en 1956 et 1957 (tabl. 36).

Année	Gisement	Dates		Ecart (en jours)
		Stade 4a	Stade 4b	
1956	Plessis	4 juin	12 juin	8
	Pierre Jaune	26 mai	4 juin	9
1957	Ours	23 mai	31 mai	8
	Pierre Jaune	23 mai	31 mai	8

TABL. 36. — *Durée probable de l'incubation.*

On pourrait objecter qu'aucun examen d'huîtres n'ayant été fait entre les deux stades, le stade 4 b a pu apparaître plus tôt que nous ne le signalons. Compte tenu des pourcentages d'huîtres parvenant aux deux stades, il est toutefois permis de penser que l'écart indiqué correspond bien à la durée probable de l'incubation à ce moment de la saison.

L'apparition des premières pontes, chez *Ostrea edulis,* suit donc, en Morbihan, les fluctuations du développement sexuel et ne paraît pas dépendre d'un seuil de température. La périodicité observée dans l'expulsion des gamètes ne semble pas liée au rythme des marées. L'incubation terminée, les larves seront émises dans l'eau ambiante et deviendront pélagiques.

SOUS-CHAPITRE 3

EMISSIONS ET VIE PELAGIQUE

Après avoir brièvement rappelé ce que l'on sait de la larve d'*Ostrea edulis,* nous exposerons notre technique de recherche et de numération de larves et rapporterons les variations constatées dans la taille des embryons. Nous mettrons en évidence une périodicité dans les émissions et rechercherons le rôle des facteurs écologiques sur la libération et la survie des larves.

La larve de l'huître plate a été bien décrite par DANTAN (1917) et ERDMANN (1934). Parmi ses caractéristiques, signalons la présence d'un velum portant deux rangées de cils qui lui permet

de se déplacer tantôt horizontalement tantôt obliquement sans qu'elle puisse cependant lutter contre les courants (Bierry et Gouzon, 1939).

Au début de la vie pélagique, la larve mesure généralement de 0,16 à 0,19 mm, taille prise dans la plus grande largeur, parallèlement à la charnière, alors rectiligne ; elle atteindra 0,24 à 0,29 mm, parfois plus, au terme du stade natant et présentera une protubérance, l'umbo, qui lui donnera sa forme définitive. Boury (1930) a pu établir que les trois dimensions, largeur et hauteur de la coquille, longueur de la charnière, au moment de l'apparition des larves dans l'eau, sont entre elles comme les nombres 100-90-45, ce qui permet de différencier les larves d'huîtres de larves assez semblables, moules et clams par exemple, chez qui ces trois dimensions sont entre elles comme les nombres 100-67-73 et 100-87-67.

Peu de temps avant la fixation, se développe un pied qui, sous forme d'une étroite lanière, peut être projeté entre les valves à une distance égale au diamètre de la coquille. C'est un organe locomoteur qui rend la larve capable de ramper à la surface du collecteur mais aussi, selon Cole (1939) un organe sensoriel qui autoriserait un certain choix du support. Une glande à byssus se trouve à la base du pied ; elle produit le ciment nécessaire à la fixation. Celle-ci accomplie, le pied disparaît, phagocyté.

Dans les 48 heures qui précèdent le terme de la vie pélagique, apparaissent, au milieu de chaque valve, une paire de taches densément pigmentées, des yeux, dont la fonction est encore mal définie. Selon Prytherch (1934), leur structure n'est pas celle des yeux ; les larves ne seraient sensibles ni à la lumière ni à la couleur. La tendance qu'elles ont de se fixer préférentiellement à la face inférieure des collecteurs, dans les zones d'ombre, ne serait pas, suivant Hopkins (1935), imputable à une phototaxie négative mais au fait que, nageant le velum et le pied dirigés vers le haut, le pied viendrait fréquemment en contact avec les surfaces horizontales. Pour Cole (1938), les larves pourraient, cependant, exercer un certain choix, procédant avant leur fixation à une sorte d'exploration du support ; l'attachement pourrait être retardé si aucune surface propice n'était trouvée. La fixation achevée, les yeux disparaissent rapidement, dissous « in situ » semble-t-il, comme le seraient le velum et le pied. Un anneau de croissance apparaît dans les 48 heures, en même temps que le nombre des filaments des branchies augmente (Cole, 1939). Mesurant au plus 0,30 mm lorsqu'il s'attache, le naissain atteint 0,35 mm deux jours après et 0,60 mm dans les 90 heures.

1. - RECHERCHE ET NUMERATION DES LARVES

1° Technique des prélèvements.

La technique utilisée pour la récolte des larves d'huîtres disséminées au sein du plancton a été mise au point par Boury (1928). Le plancton a été recueilli avec des filets coniques, en soie à bluter n° 130, de 14 cm d'ouverture et de 47 cm de long, trainés cinq minutes à contre-courant, vers deux heures trente de flot, à une vitesse telle qu'ils restaient en surface sans sortir de l'eau.

Les stations de prélèvements ont été installées aux divers points des zones de captage de naissains : Plessis et Ste Avoye vers l'amont de la rivière d'Auray, Locqueltas et Bascatique vers l'aval, Les Presses à l'embouchure du Crach, Pierre Jaune et Le Lac en amont.

Les prospections commencent en mai, à raison de deux prélèvements par semaine ; dès le 1er juin, trois sorties sont effectuées chaque semaine. Lorsque les larves apparaissent, nous nous efforçons de réaliser des pêches quotidiennes, dimanches exceptés, jusqu'au moment où l'immersion des collecteurs est terminée. Les pêches redeviennent tri-hebdomadaires puis bi-hebdomadaires jusqu'à la fin de la saison de reproduction. C'est ainsi qu'il a été prélevé :

324	échantillons	en	1955	dont	177	à	Auray		
341	»		1956	»	190	»			
320	échantillons	en	1957	dont	184	à	Auray		
354	»		1958	»	200	»			

2° Numération des larves.

La pêche terminée, les éléments rassemblés au fond du filet sont recueillis dans un peu d'eau de mer formolée. On procède ensuite au laboratoire à la recherche et à la numération des larves.

Dans une fiole graduée le plancton est dilué à un volume connu aussi faible que possible. Après avoir énergiquement agité le mélange, on en prélève à la pipette une petite quantité dont on fait couler immédiatement une ou deux gouttes au milieu d'une cellule quadrillée semblable aux cellules hématimétriques. On doit procéder rapidement pour empêcher toute sédimentation dans la fiole ou dans la pipette. La cellule est recouverte d'une lamelle à laquelle adhèrera le liquide. Le décompte des larves est répété plusieurs fois afin d'obtenir un chiffre moyen.

On calcule alors le nombre N représentant la quantité de larves recueillies pendant un temps de pêche donné, fixé conventionnellement à 15 minutes, à l'aide de la formule suivante : $N = k.n.d. 15/t$ où k est la constante représentant le nombre de petits prismes élémentaires nécessaires pour obtenir un volume de 1 ml, n le nombre moyen de larves dénombrées par prisme unitaire, d la dilution en ml et t la durée réelle de la pêche. Le nombre N représente la totalité des larves, quels qu'en soient la taille ou le degré d'évolution.

Or, s'il est important de déterminer le moment où les larves récemment émises apparaissent dans le plancton, il est également utile de connaître le taux de survivance des embryons, la proportion atteignant le stade de fixation et le moment auquel la vie pélagique prendra fin. Prenant la taille comme critère, nous classons à part les larves qui mesurent 240 µ et plus. Les mensurations sont effectuées sur cent larves prélevées au hasard à la pipette.

Les renseignements recueillis sont reportés sur des graphiques où figurent le cycle des marées, la température moyenne de l'eau, le nombre total N des larves dénombrées, la proportion approchant du stade de fixation et, depuis 1958, le pourcentage de larves portant des yeux dont la présence annonce la fin prochaine de la vie pélagique.

3° Valeur de l'échantillonnage.

On a reproché à la technique que nous venons de décrire de n'être pas quantitative (Korringa, 1941) : d'une part le volume d'eau filtrée n'est pas exactement connu, d'autre part les variations de salinité et de température étant plus grandes en surface qu'en profondeur, la répartition des larves pourrait en être affectée. On ne retiendra pas cette dernière critique, l'étude hydrologique ayant établi que pendant la saison estivale les différences de température ou de salinité dans les rivières morbihannaises sont faibles ou nulles aux différentes stations et aux diverses profondeurs.

On préfère utiliser en Hollande et en Angleterre le procédé de prélèvement suivant : à l'aide d'une pompe centrifuge, à basse pression, on recueille un volume d'eau connu, 100 litres habituellement, que l'on filtre sur une soie à bluter. Les récoltes sont faites à l'heure de la pleine mer ou à l'heure de la basse mer (aux deux parfois) en deux ou plusieurs stations convenablement choisies. En Essex, les pêches sont constamment effectuées à 2 m au-dessous de la surface (Knightjones, 1952).

Dès 1922 Leenhardt, expérimentant en Morbihan, avait tenté de filtrer une certaine quantité d'eau afin d'obtenir des résultats nettement définis puisqu'ils représenteraient le nombre de larves dans un volume d'eau déterminé. Il avait constaté que cette technique donnait des résultats variables pour des prélèvements effectués au même moment et au même endroit. On connaît, par ailleurs, la difficulté de réaliser une évaluation correcte de la masse des éléments du plancton : « les analyses quantitatives de plancton, toujours très délicates, peuvent constituer un facteur intéressant à condition de ne pas le considérer en valeur absolue mais simplement comme indicateur dont les variations montrent qu'il s'est passé quelque chose » (Lefèvre, 1950). Il semble bien, en effet, que toutes les précautions n'empêcheront pas que les nombres représentatifs de larves n'aient qu'une valeur relative, les conditions de prélèvement, tout en étant aussi semblables que possible, n'étant jamais identiques; l'amplitude des marées change chaque jour, comme changent l'heure des pleines ou basses mers, le volume dans lequel sont répartis les éléments du plancton, la vitesse et la force des courants, etc...

Korringa (1941) estimait que la méthode de prélèvement doit être considérée comme bonne si, dans les pêches quotidiennes, la proportion des larves âgées reste à peu près constante alors que le

pourcentage de jeunes larves présente de grandes variations. KNIGHT-JONES (1952) considérait, de son côté, que la méthode de pompage convenait bien lorsqu'elle permettait de saisir de façon semblable l'apparition et la disparition des larves dans les échantillons prélevés en trois endroits différents d'une même rivière. Nous reproduisons (fig. 24) le graphique qu'il a établi des larves totales et des larves âgées dénombrées par lui dans la rivière Roach (Essex). On constate que le nombre de larves âgées contenues dans 100 litres d'eau varie presque parallèlement au nombre total des larves bien que les variations soient moins accusées.

Nos propres graphiques où sont portés le nombre total de larves et le pourcentage de larves âgées (mesurant 240 μ et plus) nous paraissent répondre aux conditions fixées par les deux auteurs précités : l'apparition et la disparition des larves sont nettement mises en évidence, leur évolution également. Les variations des deux courbes permettent, semble-t-il, de suivre correctement le phénomène. Notre technique d'échantillonnage présente donc les qualités suffisantes pour que sa valeur soit reconnue.

FIG. 24. — *Comparaison des méthodes d'échantillonnage des larves prélevées par pompe dans le Roach en 1949 (d'après* KNIGHT-JONES*) et par filet en rivière d'Auray; larves de toutes tailles* (———), *larves de plus de 0,24 mm* (— — —).

2. - TAILLE DES LARVES PELAGIQUES ; VARIABILITE

La taille des larves est l'un des critères choisis pour suivre leur évolution au sein du plancton. Au moment de leur apparition, en Morbihan, les larves d'*Ostrea edulis* mesurent, dans leur plus grande largeur, parallèlement à la charnière, entre 0,16 et 0,19 mm. Nous n'en avons pas vu de dimension inférieure à 0,16 mm. Ces données correspondent à celles de BOURY (1929) et VOISIN (1931) en France, d'HAGMEIER (1916), ERDMANN (1934), COLE (1939) ou KORRINGA (1941) en divers pays d'Europe.

Comme eux, nous avons noté une diminution de la taille des larves vers la fin de la saison de reproduction : la taille dominante passait ainsi, selon KORRINGA (1941), de 0,19 mm à 0,18 puis à 0,17 mm et tardivement à 0.16 mm. On a voulu y voir une conséquence de la durée d'incubation, elle-même fonction de la température de l'eau : une température élevée abrégerait le temps d'incubation et favoriserait la libération de larves de petite taille; inversement, les larves seraient d'autant plus grandes que la température serait basse, l'incubation plus longue (ERDMANN, 1934).

Les variations de taille observées pendant les quatre dernières années en Morbihan n'ont jamais été aussi constantes ni aussi uniformément dirigées que dans les travaux réalisés à l'étranger. Il suffira pour s'en convaincre d'examiner les mensurations effectuées à la station de Locqueltas (rivière d'Auray) en 1957 et 1958 (tabl. 37). Auprès des pourcentages de larves d'une taille donnée, nous avons porté la température moyenne relevée pendant l'incubation et la température de l'eau au moment de l'émission.

En 1957 on constate que la taille dominante, au début de la saison, est de 0,19 mm; elle passe à 0,18 et tombe en juillet à 0,17 en même temps qu'augmente le pourcentage des larves de 0,16 mm. Cette diminution des tailles suit une augmentation de la température pendant l'incubation qui, de

17° au début de juin, monte à 20° et 22° dans la première décade de juillet. La corrélation n'est cependant ni étroite ni constante car l'accroissement du nombre des larves de 0,16 mm, noté à la fin du mois de juillet, suit une diminution de la température tombée à 18°7 et 17°4.

En 1958, de petites larves à 0,16 mm sont trouvées dès les premiers jours de juin et en proportion beaucoup plus forte que pendant le reste de la saison bien que la température d'incubation n'ait pas été plus élevée qu'en 1957. La taille dominante est à 0,18 mm et se maintient habituellement à 0,19 mm du 25 juin au 30 juillet, malgré une élévation de la température dans la dernière quinzaine du mois.

Date	Température		Taille (en mm)			
	Incubation	Emission	0,16 (en %)	0,17 (en %)	0,18 (en %	0,19 (en %)
1957						
8-VI	17°2	18°			16	*20*
11	17°5	16°5			12	*32*
13	17°8	16°		*36*	24	8
14	17°7	17°			*44*	32
15	17°2	18°		20	20	20
17	17°1	19°5		12	*56*	16
20	18°2	19°5		12	*36*	16
24	19°3	18°5		12	*36*	28
29	19°1	21°	6	*12*	9	
2-VII	20°	21°5	4	*20*		
3	20°	22°	8	*40*		
4	21°4	23°5	12	*28*		
11	22°8	22°	12	*28*		
17	20°	18°5	12	*24*		
26	18°7	19°	20	*44*		
29	18°6	17°5	28	*56*		
31	17°4	20°	20	*60*		
1958						
11-VI	16°7	17°	20	16	*32*	
13	17°1	18°	20	8	20	
18	18°	18°5		*16*	12	
20	18°4	18°5			*24*	12
23	18°4	17°5	4	8	*20*	
25	18°1	17°			8	*32*
30	16°4	16°			8	*36*
1-VII	16°2	17°	4	8	*36*	
2	16°3	16°5		4	20	*28*
3	16°1	17°		12	24	*36*
8	17°4	20°		12	*44*	
10	17°5	20°5			8	*32*
12	19°1	19°5			12	*32*
15	19°9	19°5			4	*16*
17	19°9	18°5	4	8	4	*16*
25	18°8	18°		4	16	*20*
30	18°4	18°5			12	*20*

TABL. 37. — *Variations de la taille des larves récemment émises à la station de Locqueltas (rivière d'Auray)*; les tailles dominantes sont en italique.

On notera qu'en 1957 les émissions les plus importantes ont eu lieu dans la première quinzaine de juin alors qu'en 1958 elles ont été plus tardives. Dans le premier cas, aux émissions maximales ont correspondu des tailles de 0,19 à 0,17 mm, aux émissions minimales vers la fin de la saison, des tailles de 0,17 à 0,16 mm. On serait donc tenté de conclure, avec KNIGHT-JONES (1952), que la diminution de taille est la conséquence d'un changement de phase sexuelle, les huîtres ayant fonctionné comme mâles en début de saison ayant épuisé leurs réserves lorsqu'elles fonctionnent plus tard comme femelles. Nous hésitons à confirmer cette hypothèse car le phénomène survient simultanément, de façon identique, à toutes les stations des deux rivières d'Auray et de Crach où nous avons signalé, précédemment, des différences évidentes dans l'état et la condition des mollusques.

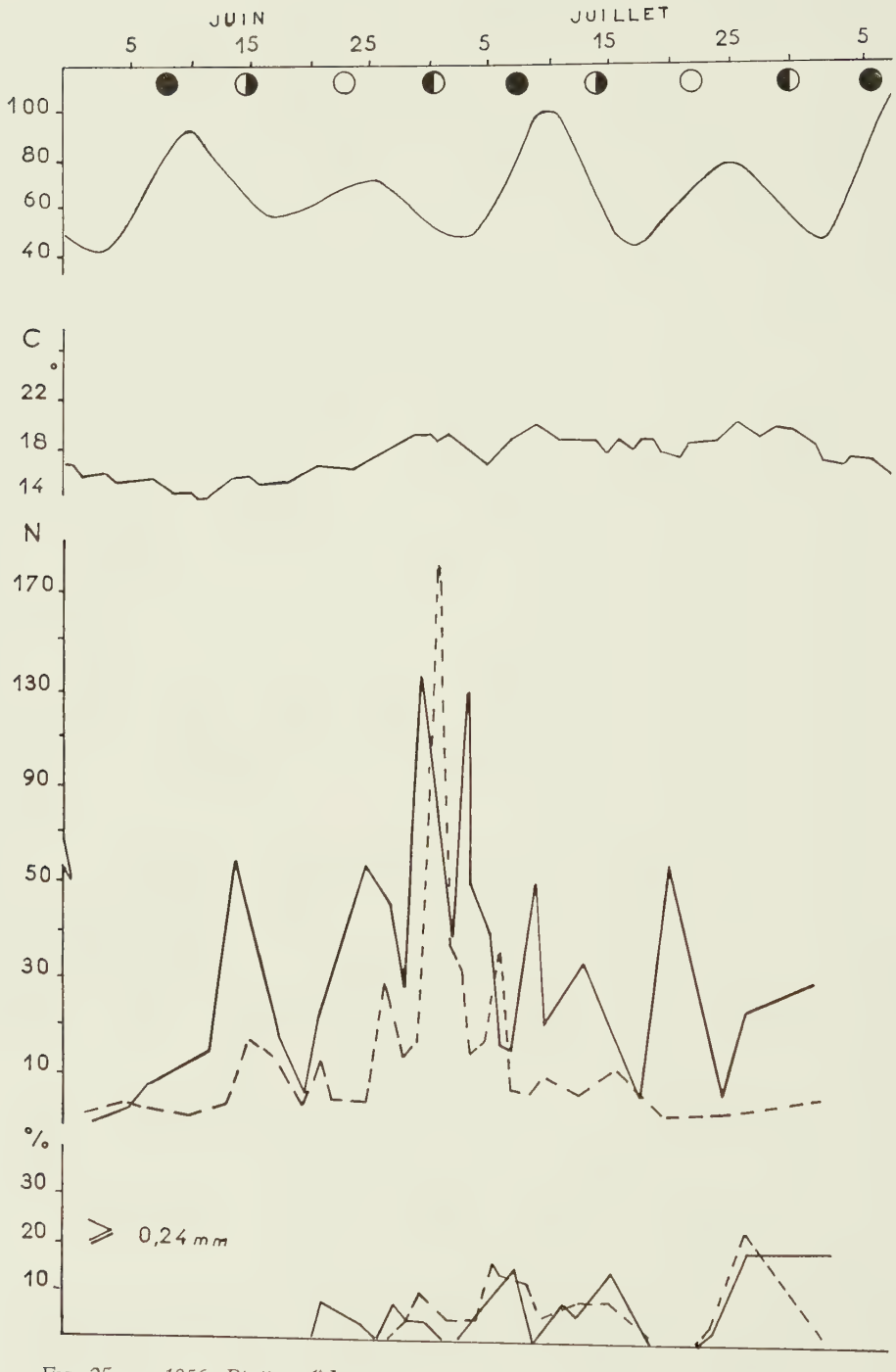


FIG. 25. — *1956. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas* (——) *et du Plessis* (— —) ; *émissions de larves d'*Ostrea edulis (*N en millier*) *et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus parvenant au stade de fixation.*

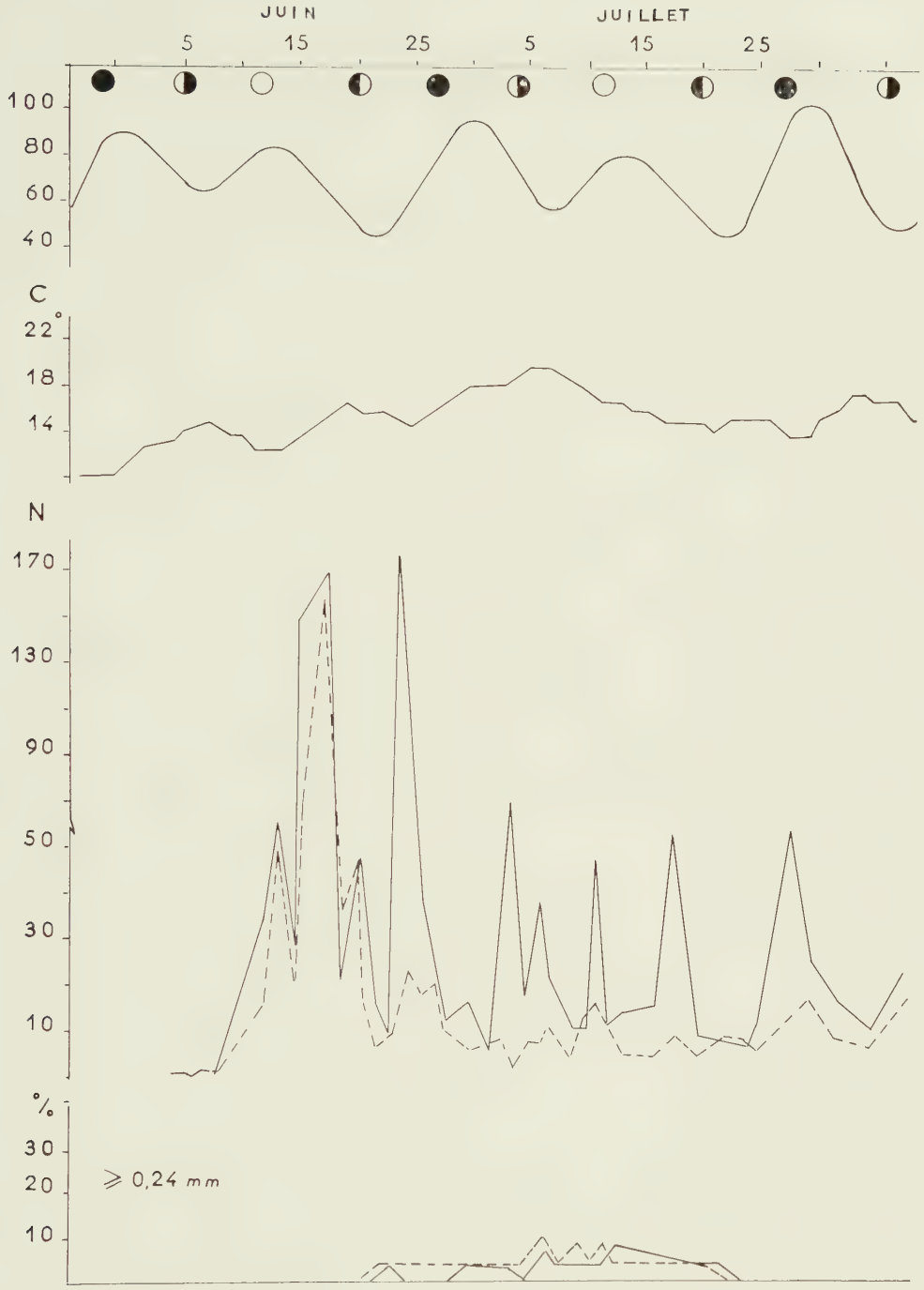


FIG. 26. — *1957. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas (——) et du Plessis (— —): émissions de larves d'*Ostrea edulis *(N en millier) et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus, parvenant au stade de fixation.*

La taille des larves parvenant jusqu'au stade de fixation et possédant des yeux palléaux a varié entre 0,23 et 0,31 mm ; elle était habituellement comprise entre 0,26 et 0,28 mm.

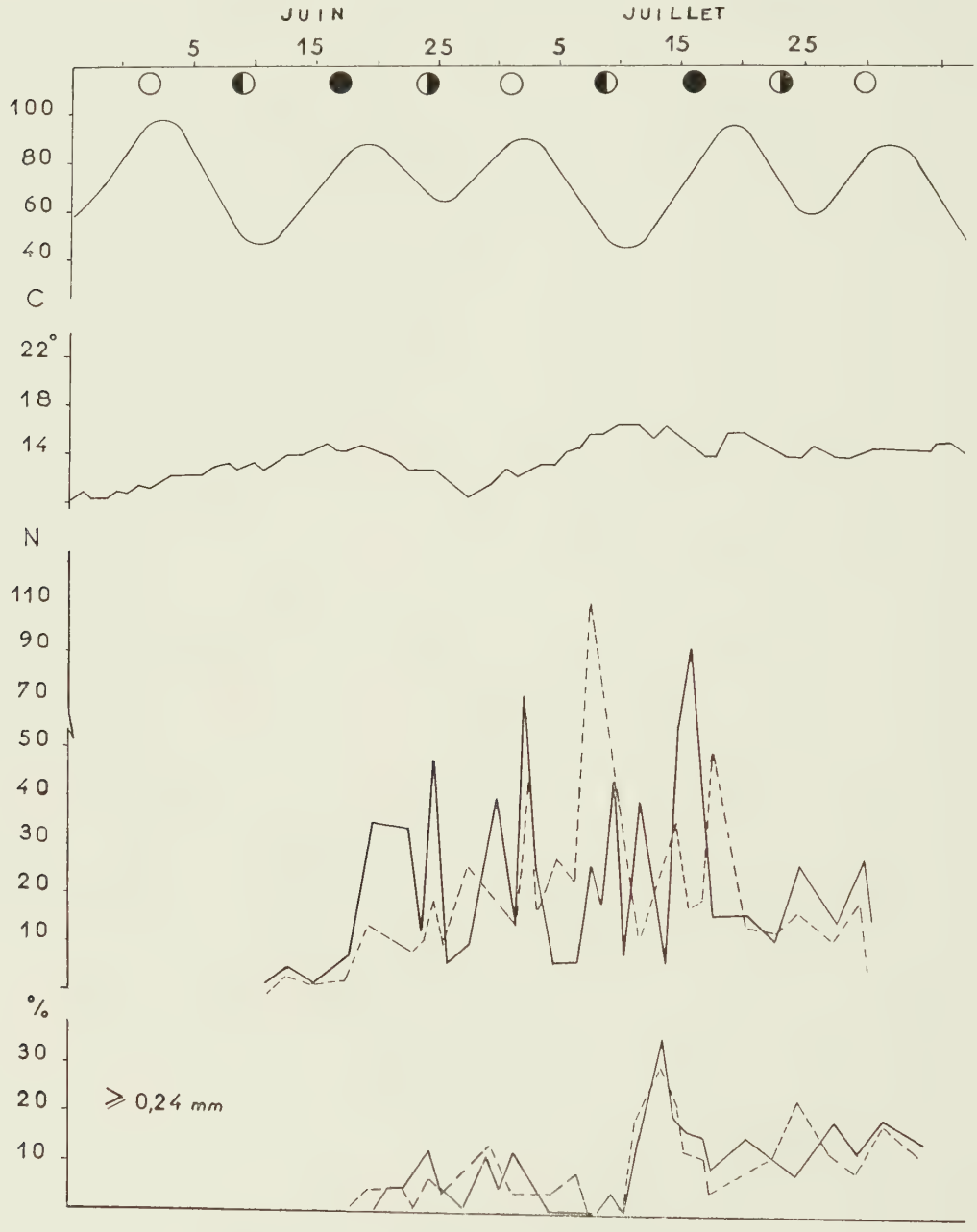


FIG. 27. — *1958. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas (——) et du Plessis (— —) : émissions de larves d'*Ostrea edulis *(N en millier) et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus, parvenant au stade de fixation.*

Il ne semble pas exister, enfin, de relation entre la taille des jeunes larves et celle qu'elles atteignent au moment de la fixation, non plus qu'entre la température de l'eau et les dimensions

acquises. Nous avons noté des tailles de 0,24 mm pour des températures de 19° le 16 juin 1958, de 17° le 23 juillet, de 18° le 25. Des larves de 0,28 et 0,29 mm étaient trouvées le 18 juin pour des températures de 18°5, de 19°5 le 14 juillet et de 18°8 le 26. Une température élevée favorisant l'évolution d'un plus grand nombre de larves et réduisant le taux de mortalité, il paraît normal de trouver un pourcentage plus fort de grandes larves lorsque ce facteur est favorable que lorsqu'il ne l'est pas.

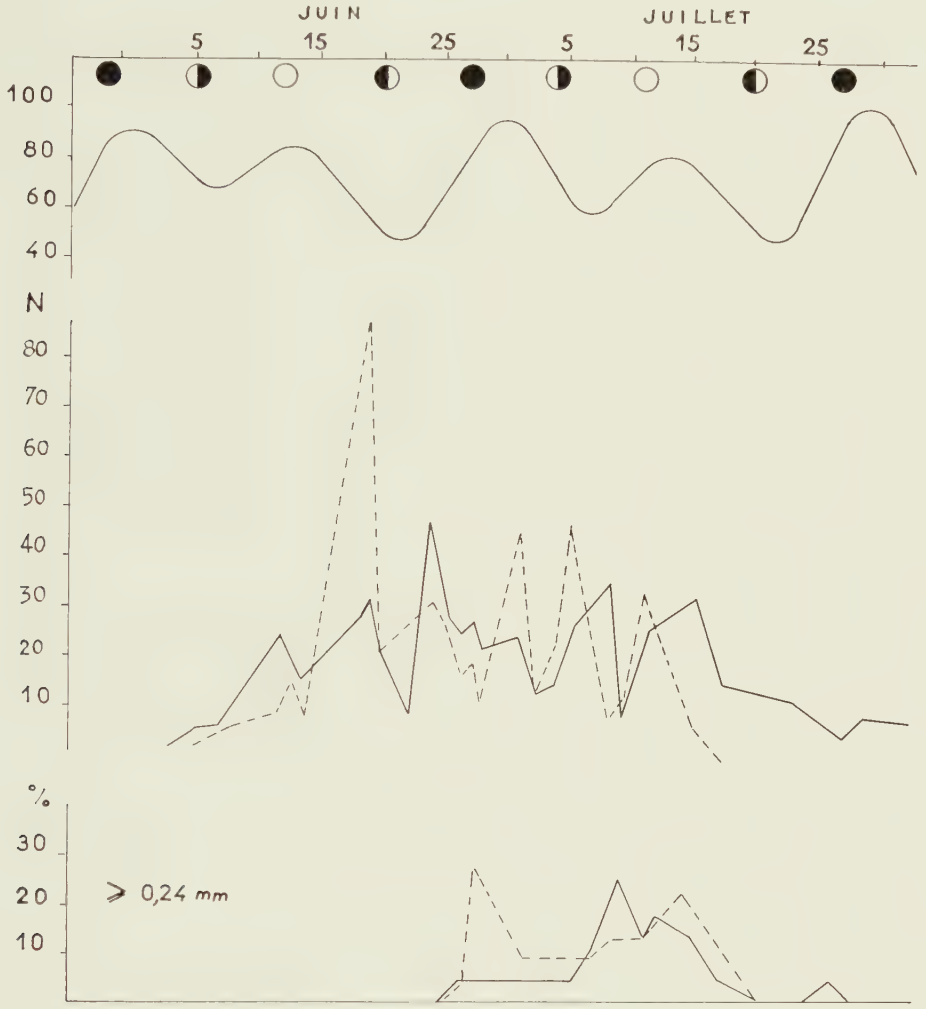


Fig. 28. — *1957. Rivière de Crach, stations de la Vaneresse (- - -) et de Pierre Jaune (——): émissions de larves d'*Ostrea edulis *(N en millier) et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus parvenant au stade de fixation.*

3. - PERIODICITE DES EMISSIONS

1° Existence d'une périodicité.

L'examen des courbes représentatives des numérations de larves (fig. 25 à 29) montre que les émissions arrivent à des dates voisines chaque saison et selon un certain rythme.

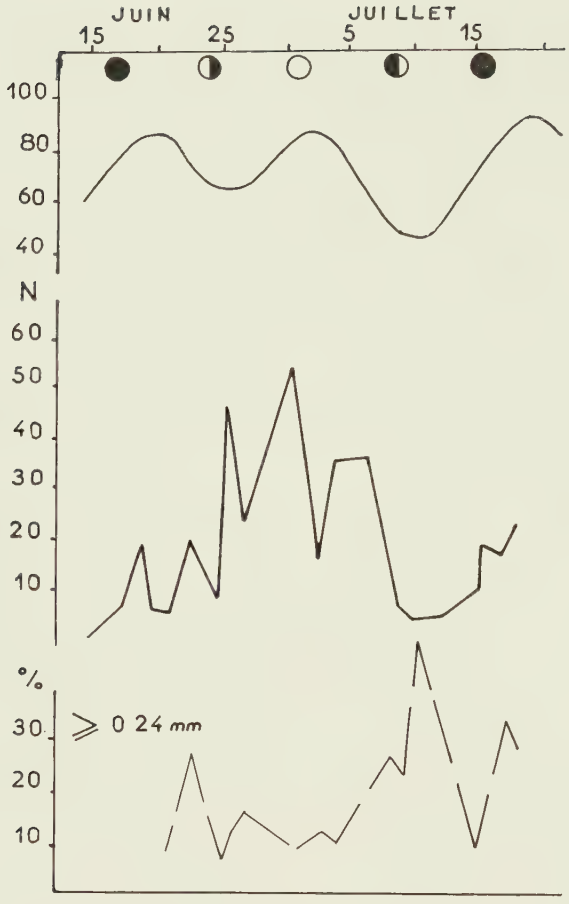


FIG. 29. — *1958. Rivière de Crach, station de Pierre Jaune : émissions de larves d'*Ostrea edulis *(N en millier) et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus parvenant au stade de fixation.*

On observe en rivière d'Auray :

a) une première poussée de larves aux environs du 15 juin dont le maximum est enregistré le 20 en 1955, les 14-16 en 1956, le 13 en 1957 et le 20 en 1958 ;

b) après un arrêt momentané, une augmentation du nombre des larves qui atteint, soit immédiatement soit par paliers, un chiffre maximum entre le 25 juin et le 8 juillet : 7 juillet 1955, 29 juin et 3 juillet 1956, 15-17 et 24 juin, 3 juillet 1957, 2-8 juillet 1958 ;

c) une série d'émissions, généralement moins importantes que les précédentes, se manifestant au moins jusqu'à la fin du mois de juillet : 16, 21, 29 en 1955 ; 9, 13, 20, 27 en 1956 ; 10, 11, 17, 27 en 1957 ; 10, 18, 25, 30 en 1958.

Ces poussées successives surviennent à des dates identiques ou très voisines, en amont et en aval d'une même rivière (tabl. 38).

Une étude statistique des observations faites de 1936 à 1958, dans les rivières d'Auray et de Crach, confirme les données des années 1955-58. Nous en avons résumé les résultats, pour l'une d'elles, dans un diagramme (fig. 30) où sont portés, aux dates auxquelles ils ont été relevés, les nombres maxima de larves récoltées sur les bancs amont.

Il semble donc qu'on puisse attendre, en Morbihan, une première émission vers le 15 juin (entre le 10 et 20), une seconde vers le 1er juillet (entre le 25 juin et le 10 juillet), une ou plusieurs autres après le 10 juillet. Ces émissions sont d'importance très inégales, les plus fortes survenant, habituellement, au cours de la deuxième période, mais pouvant intervenir pendant la première ou la troisième période. L'importance des émissions précédant ou suivant la plus forte peut également varier d'une année à l'autre.

Année	Aval	Amont	Maximum		Aval	Amont
			Aval	Amont		
1955	20/VI	20/VI	7/VII	7/VII	21/VII	16/VII
1956	14/VI	16/VI	29/VI 3/VII	30/VI	29 9/VII 13	6/VII
1957	13/VI	13/VI	17/VI 24	17/VI 24	20 3/VII 10 17 27	27 11/VII
1958	20/VI 25	20/VI 25	2/VII	8/VII	10/VII 16	15/VII 18

TABL. 38. — *Dates des émissions maximales en rivière d'Auray.*

2° Corrélation avec le cycle lunaire.

On aura relevé que l'intervalle séparant les divers maxima d'émissions (10 à 17 jours pour les années 1955-58, 14 à 15 jours pour les années 1936-58) s'apparente à celui qui sépare une nou-

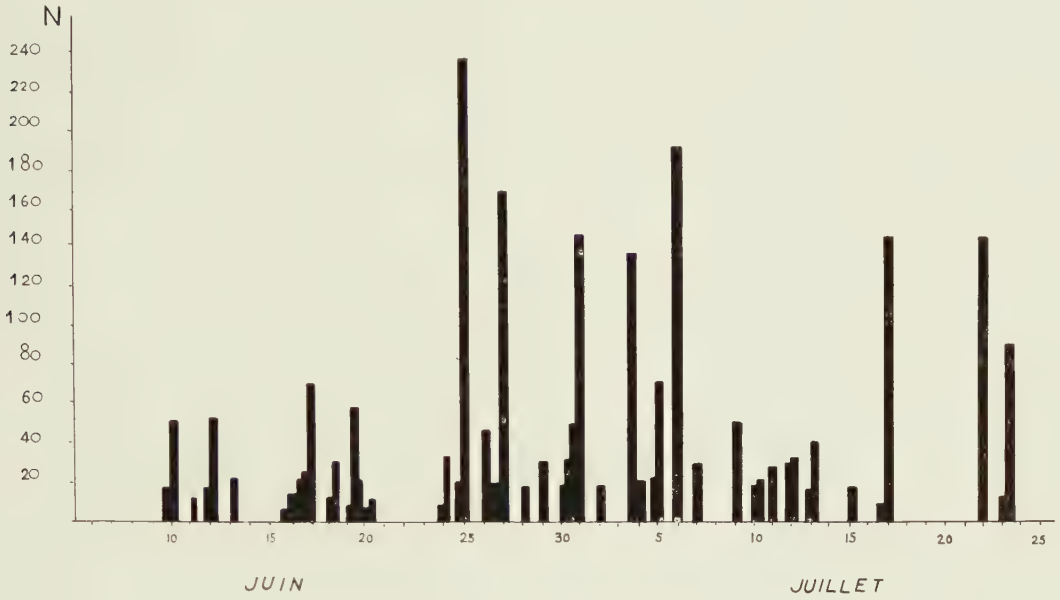


Fig. 30. — *Rivière de Crach (amont): répartition des émissions de larves en fonction de la date (1936-1958).*

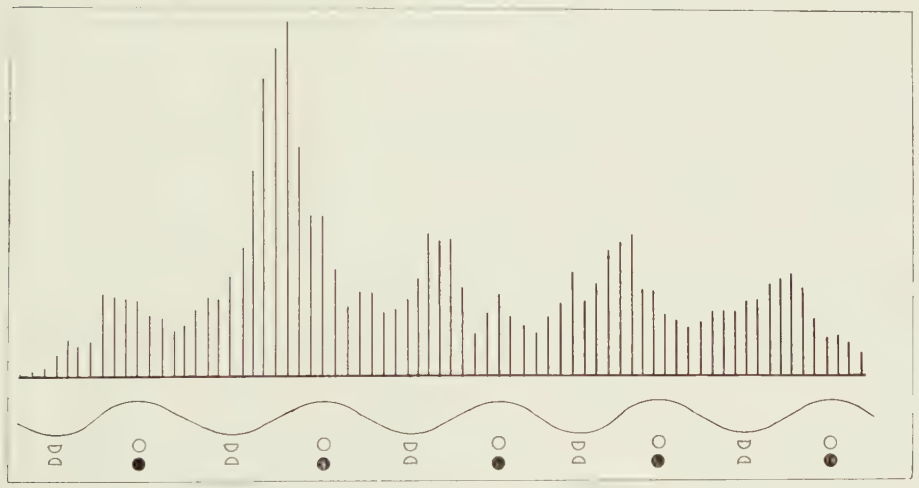


Fig. 31. — *Répartition des émissions de larves dans l'Escaut oriental (Hollande) en fonction du cycle lunaire (d'après* Korringa).

velle lune d'une pleine lune, un premier quartier d'un dernier, et, par voie de conséquence, deux marées de vives-eaux ou deux marées de mortes-eaux. Korringa (1947), après avoir procédé à divers ajustements des données numériques qu'il avait recueillies dans l'Escaut oriental, a pu établir une représentation graphique du rythme saisonnier des émissions de larves en fonction des marées et du cycle lunaire (fig. 31).

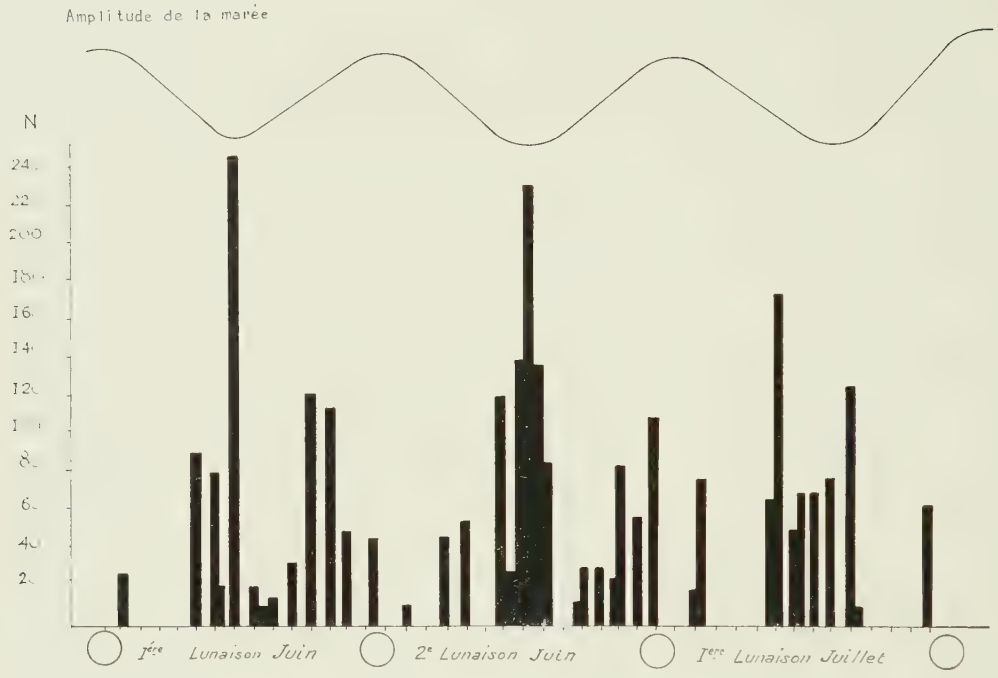


FIG. 32. — *Rivière d'Auray (amont) : répartition des émissions de larves d'*Ostrea edulis *en fonction du cycle lunaire et du rythme des marées (1936-1958).*

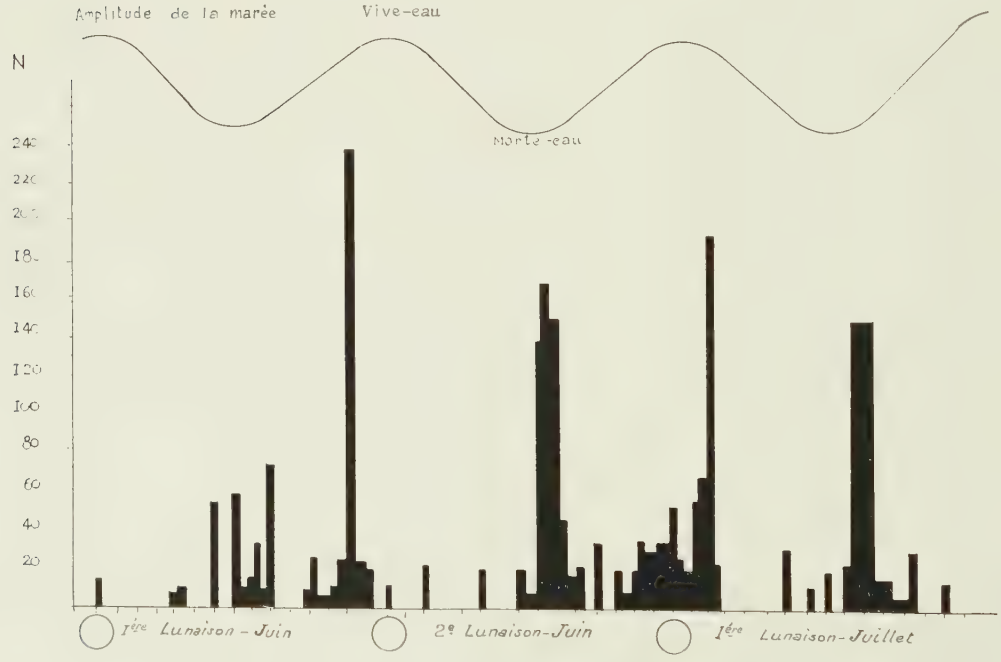


FIG. 33. — *Rivière de Crach (amont) : répartition des émissions de larves d'*Ostrea edulis *en fonction du cycle lunaire et du rythme des marées (1936-1958).*

Cette périodicité lunaire, affirmée par KORRINGA, existe-t-elle en Morbihan ? Deux diagrammes résument, pour les bancs amont des rivières d'Auray et de Crach, les observations faites de 1936 à 1958. Les numérations maximales y sont notées par référence à la date de la pleine ou de la nouvelle lune qui les a immédiatement précédées; il n'a été fait aucune interpolation pour les données absentes (fig. 32, 33).

L'examen des diagrammes montre :

a) une concentration d'émissions de moyenne importance du 6e au 9e jour de la première période (1-16 juin) ;

b) une concentration d'émissions de forte intensité du 7e au 9e jour de la deuxième période (16-30 juin) mais aussi un chevauchement de fortes numérations entre le 11e jour de la seconde période et le deuxième de la troisième ;

c) une concentration d'importance variable entre le 6e et le 10e jour de la troisième lunaison.

Traduisons ces observations en rythmes de marée ; on met en évidence trois faits bien distincts :

1) une concentration des numérations maximales au moment des mortes-eaux, correspondant aux premiers et derniers quartiers de la lune, soit 8 à 10 jours après les pleines ou nouvelles lunes ;

2) une série d'émissions moyennes ou fortes survenant en période de marées de vive-eau, notamment au moment du « revif » ou du « rapport » jusqu'au jour du coefficient maximum (deux jours après la pleine ou la nouvelle lune) ;

3) une absence de fortes numérations pendant la période dite de « déchet », entre le maximum de marée et la morte-eau.

Nous avons discuté précédemment de la corrélation entre le cycle lunaire et le rythme de ponte et montré que l'expulsion des gamètes, chez les huîtres du Morbihan, survenait à des dates différentes sur les gisements d'une même rivière ou de deux rivières voisines, dans des conditions de marée et de lunaison variables d'une année à l'autre. Les concentrations de larves relevées à certains moments du cycle de marée ne sont pas, obligatoirement, la conséquence d'une concentration de ponte à des époques privilégiées. Dès lors, le rythme observé dans les émissions ne peut être dû à une périodicité exclusivement lunaire.

3° Corrélation avec la ponte.

La corrélation entre ponte et émission est particulièrement évidente au début de la saison de reproduction. C'est ainsi qu'en 1956, l'émission du 16 juin paraît bien correspondre aux 4 % de ponte observés le 4 juin sur le gisement du Plessis, en rivière d'Auray. En 1957, l'émission du 12 juin fait suite aux 6 % de ponte du 31 mai ; en 1958, celle du 13 juin se produit après que des pontes affectant 2 à 4 % des huîtres ont été notées le 28 mai. Cette correspondance semble bien encore exister sur nos diagrammes pour les émissions ultérieures : les numérations maximales de larves ont été précédées par une augmentation du taux de ponte 8 à 12 jours auparavant. On peut en donner comme exemple le déroulement de la saison de reproduction 1956 en rivière de Crach (tabl. 39).

Pontes et émissions ne peuvent pas être toujours facilement reliées entre elles. Lorsque les émissions se succèdent, aux embryons récemment expulsés des huîtres d'un gisement, viennent se mélanger ceux qui sont apportés d'un banc voisin par la marée et s'ajouter les larves survivantes des émissions précédentes. D'autre part, il y a souvent chevauchement des émissions, ce qui rend plus difficile l'interprétation des données.

Bien qu'à un pourcentage élevé de ponte puisse correspondre une émission massive de larves (14 % de ponte le 12 juin 1956, 48 000 larves le 24 juin), il n'existe pas de relation constante entre l'intensité des deux phénomènes. Pour des proportions identiques d'huîtres venant de pondre, les quantités de larves peuvent être très différentes sur le même gisement, d'un gisement à l'autre et suivant les années (fig. 25 à 30). C'est ainsi que les numérations sont généralement plus fortes en rivière d'Auray qu'en rivière de Crach. Il est assez rare de récolter plus de 50 000 larves par

coup de filet à Crach et des quantités supérieures à 100 000 ne sont atteintes qu'exceptionnellement (7 fois depuis 1936). Les numérations oscillent habituellement entre 5 000 et 30 000. En revanche, en rivière d'Auray, les moindres émissions dépassent presque toujours 30 000 larves, atteignent fréquemment 100 000, approchent souvent de 200 000 et sont parfois supérieures à ce chiffre. Exceptionnellement, en 1955, les numérations ont été faibles en rivière d'Auray ne dépassant pas 34 000.

Ponte		Emission		Ecart (en jours)	T°	Marée
Date	%	Date	Numération			
23-V	7	5-VI	4 200	18	14°-17°	
31	8	12	23 000	12	16°-18°	V.E.
6-VI	4	19	33 200	13	17°-19°	M.E.
12	14	24	48 000	12	16°-21°	M.E.
20	11	1-VII	24 100	10	19°-22°	V.E.
28	6	8	35 900	10	20°-23°	M.E.
5-VII	11	15	31 700	10	23°-19°	V.E.

TABL. 39. — *Correspondance entre ponte et émissions de larves en rivière de Crach* (1956) *en fonction de variations de température et de la marée.*

Or, nous l'avons montré précédemment, les pourcentages d'huîtres participant à la ponte sont plus élevés en rivière de Crach qu'en rivière d'Auray. L'explication de ces anomalies nous paraît résider dans les données suivantes :

le nombre réel d'huîtres participant à la ponte est pratiquement inconnu ; eu égard aux surfaces des gisements et des parcs exploités en rivière d'Auray, il y est certainement plus grand qu'en rivière de Crach ; par suite, même si le pourcentage reste inférieur, un plus grand nombre de sujets interviennent ;

la fécondité de l'huître varie non seulement d'un gisement à l'autre mais suivant les années ; elle dépend de l'âge mais aussi de la taille, de la qualité, de la condition du mollusque ;

les éléments planctoniques enfin sont, dans les mêmes conditions de pêche, toujours plus nombreux en rivière d'Auray qu'en rivière de Crach ; nous l'avons déjà signalé en comparant les composants du plancton de ces deux centres ; sans pouvoir le démontrer, nous pensons qu'il s'agit là d'une conséquence de conditions hydrographiques différentes.

4. - ROLE DES FACTEURS ECOLOGIQUES

1° Influence de la température.

Il n'est probablement pas d'opinion plus répandue que celle qui établit une relation étroite entre un été chaud, des températures élevées et de fortes émissions ou de bonnes fixations de naissains.

Depuis plus de vingt ans, la température moyenne de l'eau est relevée quotidiennement au poste du Mané-Verch (rivière d'Auray) pendant la saison de reproduction. La courbe établie pour 23 années, entre le 15 mai et le 31 juillet (fig. 34) renseigne sur les dates auxquelles les températures sont atteintes :

vers le 15 mai 15°
» le 25 mai 16°
» le 4 juin 17°
vers le 15 juin 18°
» le 28 juin 19°
» le 4 juillet 20°

L'élévation de température se fait par palier, augmentant assez régulièrement d'un degré tous les dix jours environ. Selon les fluctuations climatiques, les températures pourront être relevées avant ou après ces dates, l'amplitude des variations pouvant être importante comme on peut le constater pour les années 1955-56 (fig. 34).

a) Action sur la libération des larves.

Selon LEENHARDT (1924) « à 15° la ponte (au sens d'émission de larves) est possible ; elle est certaine à 18° mais n'atteint son apogée que vers 20° et 22° ». KORRINGA (1941) soulignait avoir, cependant, constaté de fortes émissions de larves en Hollande en 1938 pour des températures inférieures à 18° et notait que l'examen des diagrammes représentatifs des essaimages ne révélait aucune corrélation directe entre la température et la libération des embryons, celle-ci pouvant être observée par température élevée ou basse, beau temps ou mauvais temps, etc...

FIG. 34. — *Rivière d'Auray (Mané Verch): température moyenne de l'eau pendant la reproduction d'*Ostrea edulis ; (——) moyenne établie sur 23 ans, (- - -) moyenne de 1955, (. — .) moyenne de 1956.

En Morbihan, l'apparition des larves dans le plancton a lieu dans les derniers jours de mai ou les premiers jours de juin ; la température moyenne de l'eau est alors de 15° ou 16° environ. Elle était, par exemple, de 15°5 le 1er juin 1956, de 15° le 24 mai 1957, de 14°5 le 28 mai 1958 quand furent trouvées les premières larves, toujours peu nombreuses à cette époque.

En rivière d'Auray, les poussées massives ont eu lieu :

les 29-30 juin 1956	(132 000 à 182 000)	pour t° = 19°
les 15-17 juin 1957	(146 000 à 171 000)	pour t° = 18° et 20°
le 24 juin 1957	(170 000)	pour t° = 18°5
le 8 juillet 1958	(109 000 à 271 000)	pour t° = 20°.

Aucune émission massive n'a été enregistrée pour une température de 22°, température rarement relevée en juin mais qui l'a été du 14 au 20 juillet 1955 et du 3 au 10 juillet 1957 sans être toutefois accompagnée d'émissions importantes. Des numérations, moins fortes que les précédentes mais encore élevées, ont été notées pour des températures inférieures à 18° :

60 000	le 14 juin 1956	pour t° = 15°5
50 000 à 60 000	le 12 juin 1957	pour t° = 17°5
70 000	le 1er juillet 1958	pour t° = 17°.

L'importance des émissions ne dépend donc pas exclusivement de la température. Elle est liée, nous l'avons dit, à l'importance de la ponte. Par suite, les variations thermiques agissant sur la ponte et sur la durée de l'incubation, les émissions de larves suivront les fluctuations positives ou négatives de la température. C'est ainsi que la numération des larves augmente rapidement, pour atteindre un chiffre maximum les 29-30 juin 1956, la température étant passée de 14°5 le 16 juin à 19° le 29. Inversement, la poussée observée le 1er juillet 1958, en rivière d'Auray, suit une chute de la température tombée de 19° le 19 juin à 15° le 28.

Il serait donc hasardeux de ne porter attention qu'à la température de l'eau au moment probable des émissions et de négliger le déroulement de la ponte et le cours général des libérations de

larves. On l'a vu en 1955 où, la température moyenne de l'eau atteignant 18° le 1er juin, 20° le 16 juin et restant élevée pendant toute la saison de reproduction, le nombre de larves, en rivière d'Auray, est cependant demeuré faible ; la fixation fut, aussi, l'une des plus médiocres constatées depuis 20 ans.

***b)* Action sur la survie des larves.**

Il ne semble pas exister de température si basse qu'elle provoque, à elle seule, la mort des larves émises. A plusieurs reprises, des valeurs de 13° ont été relevées sans que disparaissent les embryons, comme avait cru pouvoir l'affirmer LEENHARDT (1922). Pour des températures de 13° les 10, 11 et 12 juin 1956, nous avons dénombré 13 800 larves à Locqueltas le 12 juin, 59 600 le 14. En 1958, la température minimale de l'eau est encore tombée à 13° le 28 juin ; on dénombrait ce jour-là 25 800 larves à Plessis et il y en avait 19 400 le 30 juin, au même endroit.

SPARCK (1929), expérimentant au laboratoire, a montré qu'un refroidissement de courte durée, jusqu'à — 20°, ne tuait pas les larves d'*Ostrea edulis ;* la plupart des larves ont vécu, au cours de ces essais, de 4 à 6 semaines à des températures de 1° à 6° tandis qu'à 18°, il était difficile de les garder en vie plus de huit jours. L'action des basses températures se traduit, dans les conditions naturelles, par une prolongation du stade natant, ce qui, comme l'a décrit THORSON (1946), augmente le risque de perte chez les formes larvaires des invertébrés marins. La durée de la vie pélagique peut être comprise entre 8 et 14 jours, selon la température moyenne de l'eau, comme le montrent les observations faites en 1956, en rivière d'Auray (tabl. 40).

A	B	Durée (en jours)
15°-14°	15°-16°	14
15°	16°-17°	13
16°-17°	18°-20°	10
20°	16°-21°	10
20°-18°5	18°5	8

TABL. 40. — *Durée de la vie pélagique en fonction de la température moyenne de l'eau pendant les 5 premiers jours (A) et les jours suivants (B).*

T°	A (en jours)	B (en %)
22°	6-7	10
20°	10	5
18°	12	2,5

TABL. 41. — *Correspondance entre température, durée de la vie pélagique (A) et pourcentage de larves parvenant au stade de fixation (B)* (d'après KORRINGA).

Ces données concordent avec celles des divers auteurs qui ont étudié, en Allemagne, en Italie, en Angleterre ou en Hollande la durée de la vie larvaire, soit dans les conditions semi-naturelles des bassins, soit dans les conditions naturelles des estuaires (HAGMEIER, 1916 ; MAZZARELLI, 1922 ; COLE, 1936, 1939 ; KORRINGA, 1941). Le risque de perte diminuant avec la réduction de la durée de la vie libre, le nombre de larves atteignant le stade de fixation sera d'autant plus grand que la température sera plus élevée. KORRINGA (1941) a pu établir, à partir des observations faites dans l'Oosterschelde une correspondance entre la température de l'eau, la durée de la vie pélagique et le pourcentage de larves parvenant au stade de fixation (tabl. 41).

Il sera donc vrai de dire qu'une température élevée permettra un excellent développement des larves et une fixation intense lorsqu'une émission importante aura été préalablement enregistrée et que les autres conditions nécessaires seront réunies.

2° Influence de la salinité.

***a)* Sur la libération des larves.**

Il n'avait pas été constaté de corrélation entre les variations de la salinité et la ponte. Il ne paraît pas en exister davantage avec les émissions de larves.

Lors de l'apparition des larves dans le plancton de la rivière d'Auray, dans les derniers jours de mai ou en juin, la salinité des eaux profondes qui baignent les huîtres des gisements, peut varier entre 33,6 et 34,6 ‰ comme en 1956 ou, comme en 1958, entre 29,3 et 32,8 ‰. Dans les conditions d'un été normal, on observe une augmentation de la salinité qui peut atteindre et dépasser 35 ‰, en amont et en aval, en surface et au fond. Il est exceptionnel que la salinité demeure inférieure à 33 ‰ comme en 1958 où les pluies furent fréquentes et abondantes (125 mm

Station	1956				1958		
	31-V	15-VI	4-VII	18-VII	13-V	11-VI	11-VII
Bascatique	34,6	35,7	35,1	35,6	32,5	32,8	32,8
Locqueltas	34,1	35,1	35,0	35,5	31,9	32,4	32,5
Plessis	33,6	34,4	33,7	34,7	21,8	29,3	30,9

TABL. 42. — *Salinités (en ‰) des eaux profondes de la rivière d'Auray, en 1956 et 1958, au moment des émissions de larves.*

en mai, 124 mm en juin) (tabl. 42). En dépit des variations de salinité, ni le rythme des émissions, ni leur importance n'ont été influencés ; les premières larves avaient été récoltées le 2 juin en 1956, elles le furent le 30 mai en 1958.

***b)* Sur la survie des larves.**

LEENHARDT (1922) estimait que la pluie fait descendre les larves de la surface vers le fond, sous l'influence, vraisemblablement, de la diminution de salinité et de densité qu'elle provoque.

On constate en effet, au laboratoire, que les larves fuient la couche d'eau douce formée à la surface d'un cristallisoir empli d'eau de mer lorsqu'on y verse avec précaution de l'eau distillée. Le mélange agité, la répartition des larves redevient cependant ce qu'elle était précédemment. Or, dans les rivières morbihannaises, le milieu n'est jamais immobile ; si la salinité des eaux superficielles est parfois inférieure à celles des couches plus profondes, elle n'est jamais nulle, en été surtout. L'abaissement exceptionnel de la salure, en 1958, au moment des émissions de larves, n'a ni provoqué la mort des embryons ni empêché la récolte, en surface, de grandes quantités de larves.

Expérimentalement, nous avons suivi, du 28 juin au 10 juillet 1958, le comportement de larves immergées dans des eaux prélevées à la station du Plessis (rivière d'Auray) au moment de la récolte du plancton. La salinité des eaux de surface était de 23,8 g/l, celle des eaux profondes de 32,1 g/l. Nous n'avons pas apporté de nourriture ni aéré le milieu exposé à la température du laboratoire et à la lumière. Dans les eaux de salinité à 23,8 g/l les larves ont survécu jusqu'au 7 juillet ; dans celles à 32,1 g/l elles subsistèrent jusqu'au 10 juillet. L'expérience confirme que les larves d'huîtres plates peuvent vivre dans des eaux de salinité au moins égale à 23,8 g/l. La mort peut d'ailleurs avoir été provoquée par une élévation du pH, passé de 7,8 au début de l'essai à 8,9 le 7 juillet.

Pour COLE (1939), la survie des larves était assurée pour des salinités de 30,5 à 32,5 ‰ ; KORRINGA (1941) ne constatait aucune influence des salinités comprises entre 25 et 35 ‰ sur le développement larvaire, de fortes émissions et de bonnes fixations se produisant en Hollande pour des salinités de 27 à 29 ‰. WALNE (1954), résumant les observations faites dans les essais de reproduction en bassin clos, constatait que des salinités de 31,7 à 34 ‰ avaient permis d'obtenir de bonnes fixations.

Nos observations montrent que l'émission des larves et leur survie jusqu'au stade de fixation peuvent se produire, dans les rivières morbihannaises, pour des salinités de 23,8 (28 juin 1958) à 35,7 ‰ (15 juin 1956).

3° Influence des courants.

a) Sur la distribution horizontale des larves.

L'étude des courants des rivières et baies du Morbihan a mis en évidence qu'en période de mortes-eaux, la translation des masses liquides, pendant la durée du reflux, ne dépassait pas 3 km. En période de vives-eaux, dans le même temps, les flotteurs parcouraient une distance double ou triple. Ils étaient entraînés parfois très loin de leur point d'immersion lorsqu'ils étaient jetés dans la partie aval de la rivière d'Auray (chapitre I).

La répartition des larves récoltées en surface est très inégale en rivière d'Auray. Leur nombre, élevé en amont et dans la partie médiane, diminue considérablement à mesure qu'on se rapproche de l'embouchure où des courants plus rapides les dispersent dans un plus grand volume d'eau (Marteil, 1955) comme le montre le tableau 43. En un même lieu, on assiste à des modifications du nombre de larves pendant le cycle quotidien de la marée (tabl. 44). Il semblerait donc opportun d'effectuer les prélèvements de plancton dans des conditions de marée aussi semblables que possible afin de limiter les causes d'erreur.

Dates	1	2	3	4	5
28-VI	558	16			rares
30	56	26			8
5-VII	259	99	13	8	
7	140	77	7	0	
12	48	28	6		1
14	24	33	9		6
19	67	39	10	2	
21	26	3	10	1	
26	25	52	3	2	
28	27	20	0	rares	

Tabl. 43. — *Répartition horizontale des larves (en milliers) en surface aux diverses stations de la rivière d'Auray, de l'amont à l'embouchure, en 1949 (1 Locqueltas, 2 Bascatique, 3 Blair, 4 Vézy, 5 Le Guilvin).*

Dates	Marée		1	2	3
	Coeff.	Heure			
13-VII-1955	59	mi-jusant	15 000	8 000	5 000
		basse mer	4 300	11 500	18 200
		mi-flot	6 300	10 000	
		pleine mer	13 500	18 000	
4-VII-1956	50	mi-flot		26 000	
		pleine mer		17 200	
3-VIII-1956	55	mi-flot	45 000		
		pleine mer	5 700		

Tabl. 44. — *Répartition des larves, en surface, à divers moments de marée, en rivière d'Auray (1 Locqueltas, 2 Bascatique, 3 Blair).*

Nous avons précédemment souligné, en étudiant la périodicité des émissions, que les numérations maximales étaient faites, pour la plupart, au moment des mortes-eaux. Nous n'avons pu

relier cette périodicité au cycle lunaire en notant cependant une correspondance entre l'intensité de la ponte et celle des libérations de larves.

La connaissance acquise de l'amplitude des déplacements des masses d'eau en fonction des coefficients de marée aidera à mieux comprendre comment des concentrations de larves peuvent se produire en période de mortes-eaux. De même que les flotteurs immergés à ce moment ne parcourent que de faibles distances, de même les larves émises ne sont soumises qu'à un mouvement de va-et-vient dans les eaux peu profondes qui baignent parcs et gisements. En période de vives-eaux au contraire, où les flotteurs sont transportés sur une distance double ou triple de la précédente et parfois entraînés loin du lieu de leur lancer, les larves se trouvent réparties sur une plus longue distance, dans un plus grand volume d'eau et peuvent être emportées hors des centres d'émission. Dès lors, tout ce qui favorisera la baisse des eaux (coefficient de marée élevé et vents des secteurs nord et est) contribuera, en rivière d'Auray, à disperser les embryons. Tout ce qui contrariera le reflux (faible coefficient de marée ou temps perturbé par vents des secteurs ouest et sud) limitera la dispersion et favorisera, au même titre que la nourriture ou la température, l'intensité des fixations. L'absence de fortes numérations en période de « déchet », dans les jours qui suivent immédiatement la grande marée, tend à confirmer cette opinion.

Quel est le destin des larves dispersées par les courants ? Peuvent-elles être à l'origine de la formation des bancs découverts, çà et là, loin des centres de production connus ou permettre des fixations dans les rivières voisines ? Plus précisément, les jeunes huîtres captées dans les rivières de St Philibert ou de la Trinité peuvent-elles provenir de la rivière d'Auray ?

Rappelons qu'il nous a été impossible, jusqu'ici, de faire pénétrer dans les rivières de la partie ouest de la baie de Quiberon les différents modèles de flotteurs lancés dans la rivière d'Auray ou dans la baie elle-même.

Dans l'hypothèse où les larves émises en rivière d'Auray seraient transportées jusqu'à la rivière de Crach, le nombre de larves pêchées deviendra d'autant plus faible qu'on s'éloignera des centres de production. Pendant la durée du trajet (7 km séparent, à vol d'oiseau, l'embouchure des deux rivières), la taille des larves augmentera. C'est ce que constatait Borde (1936) dans le bassin d'Arcachon où, à partir des chenaux ouest, on assistait à une dissémination des larves dans les chenaux est, avec, pour conséquence, une augmentation du « coefficient de fixation » retenu par lui comme critère du développement larvaire.

Dates	Auray		Crach		Vent
	Bascatique	Embouchure	Cuhan	Le Lac	
28-VI	16 000	0	15 000	69 400	NE
30	26 000	8 700	11 200		W
5-VII	99 200	8 300	25 500		N
7	77 700	0	33 900	52 000	NE
12	28 300	1 600	20 800	51 100	ENE

Tabl. 45. — *Numération des larves dans les parties aval de la rivière d'Auray et en rivière de Crach en 1949.*

Si l'on constate bien une diminution du nombre des larves depuis les centres de production d'Auray jusqu'à l'embouchure, on observe que, dans le même temps, ce nombre était, dans toutes les parties de la rivière de Crach, bien supérieur à ce qu'il était à la sortie d'Auray (tabl. 45).

Il est bien évident qu'il existe, en rivière de Crach, un centre de production de larves distinct de celui de la rivière d'Auray. Un exemple récent le confirmera. En 1958, les poussées massives de larves ont lieu à des dates différentes dans les deux estuaires ; le développement larvaire se déroule régulièrement dans chaque rivière et les fortes fixations sont pratiquement achevées à Crach avant qu'elles ne commencent à Auray (tabl. 46).

On peut donc conclure que la distribution des larves coïncide avec les données hydrographiques, si bien, dit KORRINGA (1952) que les larves pourraient être utilisées comme indicateur de l'origine des eaux.

Dates	AURAY		CRACH	
	N	%	N	%
1-VII	26 300		54 200	
3	66 500		19 000	
4	26 500		72 900	12
5	11 500			
7	89 400		11 000	16
8	271 000		32 600	16
9	65 400		13 700	20*
10	74 700	4	21 500	20*
11	24 600	8		
12	56 600	16		
14	35 000	36*		

TABL. 46. — *Numération et pourcentage des larves approchant du stade de fixation en juillet 1958 dans les rivières d'Auray (Bascatique) et de Crach (Vaneresse).* L'astérisque désigne les cas où il y a fixation.

***b)* Sur la distribution verticale des larves.**

HERMAN (1936), étudiant la distribution verticale des larves d'*Ostrea edulis* en rivière d'Auray, concluait, d'une série d'observations, que le plus grand nombre se trouvait par un mètre de fond.

Le rapport fond/surface variait cependant dans des limites assez étroites ; il était généralement compris entre 1,4 et 1,8, passant exceptionnellement à 5,9 mais aussi à 0,9. BORDE (1932) avait déjà signalé que les chiffres trouvés en surface et à un mètre de profondeur étaient très voisins l'un de l'autre dans le bassin d'Arcachon. KORRINGA (1941) ne remarquait aucune différence notable entre les nombres de larves nageant près du fond et près de la surface, dans l'Escaut. Il ne constatait aucune accumulation des larves âgées dans les couches profondes. Ces conclusions étaient confirmées par COLE (1948) selon qui, dans les bassins insubmersibles de Conway, la répartition des larves prêtes à se fixer était la même que celle des larves jeunes. COLE mettait cependant en évidence un fait intéressant susceptible d'expliquer les variations constatées par HERMAN : en rivière, la répartition verticale était égale chaque fois que le temps était sombre ou nuageux ; lorsqu'il était ensoleillé, on trouvait deux à trois fois plus de larves en profondeur qu'en surface sans qu'il y ait, néanmoins, de différence sensible dans la répartition des larves jeunes et âgées.

Dates	Gisement	Surface	Profondeur	P/S	Temps
4-VII-1955	Ste Avoye	9 000	11 600	1,3	nuageux
	Plessis	13 100	5 000	0,38	
	Bascatique	3 300	5 600	1,7	
6-VII-1955	Locqueltas	5 600	22 500	4	ensoleillé
	Bascatique	800	24 000	30	
19-VII-1956	Le Lac	3 700	3 800	1	nuageux
	Pierre Jaune	2 900	5 300	1,8	
	Vaneresse	4 500	3 600	0,8	

TABL. 47. — *Répartition verticale des larves en fonction du temps.*

En 1955 et 1956, nous avons effectué quelques essais. Deux filets étaient traînés simultanément, l'un en surface, l'autre à un mètre de profondeur (tabl. 47). Ces observations tendent

donc à confirmer celles de Cole. Le phénomène reste difficile à interpréter, les larves ne montrant aucun phototropisme.

On constatera que la répartition des larves subit des modifications ; elle peut être influencée par les courants dont la force et la vitesse ne sont pas les mêmes en surface qu'en profondeur, ce qui, nous le montrerons ultérieurement, agit sur la fixation des huîtres.

4° La nourriture des larves.

La croissance et le développement des larves d'huîtres dépendent, en partie du moins, de la qualité et de la quantité de nourriture appropriée disponible au moment opportun. Le diamètre de l'œsophage et de la partie antérieure de l'intestin chez les larves de lamellibranches, est compris entre 7 et 15 μ, ce qui permet l'ingestion des organismes de 2 à 8 μ (Thorson, 1946). Sous cette réserve, diatomées, flagellés, bactéries, peuvent donc être ingérés. Ce sont les essais d'élevage de larves en laboratoire qui ont permis d'acquérir une meilleure connaissance des besoins alimentaires des larves d'huîtres. Les travaux de Cole (1936, 1949), de Bruce, Knight et Parke (1940), ont montré que les larves d'*Ostrea edulis* absorbaient des protozoaires pendant leur vie pélagique.

La valeur nutritive des différents flagellés n'est cependant pas identique ; certains ont montré une toxicité réelle. Les organismes nus conviennent particulièrement bien. Davis et Guillard (1958) étudiant la valeur relative de dix genres de microorganismes dans l'alimentation des larves de *Crassostrea virginica* ont noté qu'*Isochrysis galbana* Parke (1949) et *Monochrysis lutheri* Droop (1953), de l'ordre des Chrysomonadines, étaient les meilleurs éléments nutritifs et n'offraient aucune toxicité, même à forte concentration. En revanche, *Prymnesium parvum* Carter (1937) et divers Chlorophyceae, tels que *Chlamydomonas* sp. et *Chlorella* sp. ralentissaient la croissance des larves et manifestaient une toxicité certaine, du moins pendant les premiers jours de la vie planctonique des larves.

Waugh (1951) constatait une fluctuation de la population des flagellés en fonction des conditions climatiques ; leur nombre diminuait après une courte période de temps sombre mais augmentait régulièrement si de grosses chutes de pluie survenaient. La turbidité de l'eau, en limitant la pénétration de la lumière, réduirait aussi le taux de reproduction des éléments du nannoplancton, notamment pendant les étés sombres (Cole et Handcock, 1956). Aucune recherche des flagellés n'a été faite dans les rivières morbihannaises. Nous ne pensons pas cependant que la turbidité ait une influence déterminante sur la survie des larves en réduisant à l'extrême les possibilités de nutrition. Sous l'effet des pluies exceptionnelles de l'été 1958, la turbidité des eaux de la rivière d'Auray a été augmentée ; le développement des larves d'*Ostrea edulis* n'en a pas été affecté, 25 % d'entre elles parvenant au stade de fixation. En outre, les eaux de la Vilaine sont constamment turbides ; les larves de *Gryphaea angulata* y survivent. La turbidité n'est donc pas un facteur constamment limitatif.

5° Les agents destructeurs.

En dehors des courants qui provoquent la dispersion des larves et contribuent ainsi à en réduire le nombre, de nombreux compétiteurs ou prédateurs interviennent dans la destruction des embryons. Cerruti (1941) estime que les larves sont absorbées par les huîtres elles-mêmes, par les moules, les balanes, les annélides, les *Ciona*, les *Sagitta*, hôtes communs des rivières morbihannaises. Knight-Jones (1952) ajoutait à cette liste les *Crepidula*, les *Pleurobrachia* et les *Aurelia*, les noctilucques et les petits poissons dont les muges et mulets sont, en Morbihan, les plus nombreux. Loosanoff (1959) a observé, dans des élevages en laboratoire, que de grands ciliés de la famille des Condylostomidae ingéraient les larves de bivalves. Un seul *Condylostoma* sp. pouvait contenir jusqu'à six larves de *Venus mercenaria* Linne.

Comme l'indiquait Cerruti (1941), les larves ingérées peuvent être digérées ou rejetées vivantes ; enveloppées dans les fèces et ne pouvant s'en libérer, elles sont alors condamnées à périr.

Avec Thorson (1946), nous soulignerons que les dangers encourus par les larves du fait de « leurs vivants ennemis » sont d'autant plus réduits que la durée de la vie pélagique est courte et la croissance rapide, ce que facilitent une température élevée et une nourriture abondante.

SOUS-CHAPITRE 4

LA FIXATION

Au terme de sa vie pélagique, la larve d'*Ostrea edulis* doit impérativement se fixer afin d'achever sa métamorphose ; sinon, elle meurt. Nous rappellerons brièvement le processus de l'attachement, avant de définir le « coefficient de fixation » qui permet de prévoir l'intensité probable du phénomène et d'étudier les qualités que doit présenter le collecteur ou les conditions nécessaires à la captation.

Cole et Knight-Jones (1939) ont décrit le processus de la fixation. Il y a d'abord une phase d'exploration : la larve rampe, le velum rentré et le pied étendu, traînant sa coquille. Le déplacement est assuré, notamment, par des mouvements du pied dont l'extrémité s'appuie solidement sur le support. Aux phases rampantes, succèdent des phases nageantes jusqu'à ce que la larve ait trouvé la surface appropriée. La larve, alors, se déplace en avant et en arrière, jusqu'à ce qu'elle ait découvert le point idéal. Le ciment du byssus qui doit la souder définitivement au collecteur ayant été émis, la larve remue encore sa coquille d'avant en arrière et de droite à gauche pendant le durcissement du ciment, ce qui demande 1 à 2 minutes. Fixée par sa valve gauche, la larve est fortement inclinée sur le support avec lequel elle forme un angle de 45° environ (Korringa, 1941), l'inclinaison diminuant dès que la coquille dissoconque se développe. Cole et Knight-Jones soulignent, enfin, que l'opinion, si souvent exprimée antérieurement, « que la fixation a lieu lorsque la larve, trop lourde, devient incapable de nager et tombe au fond, est erronée : la larve conserve le pouvoir de nager activement pendant toute la période qui précède immédiatement l'attachement ». Nous avons déjà rappelé que la distribution verticale des larves prêtes à se fixer est semblable à celle de larves jeunes.

1. - EMISSIONS ET FIXATIONS

1° « Coefficient de fixation » ; définition.

En décrivant l'évolution de la larve, nous avons noté que du stade de la charnière rectiligne, dit premier stade, elle passait à ce qu'on a appelé le second stade, caractérisé par l'apparition de l'umbo. Ce passage a lieu vers le deuxième ou le troisième jour (Voisin, 1932 ; Knight-Jones, 1948) ; la larve mesure alors entre 0,20 et 0,23 mm (Boury, 1930).

A partir de ce critère, Boury (1930) établissait un rapport « nombre de larves 1er stade/nombre de larves 2^{e} stade » qui indiquait le degré moyen d'évolution des larves. Borde (1931) lui substituait le rapport « nombre de larves 2^{e} stade/nombre total de larves » qui donnait la proportion de larves susceptibles de se fixer. On l'appelait « *coefficient de fixation* ». L'absence de corrélation, mentionnée ultérieurement par divers chercheurs français, entre la valeur du coefficient et l'intensité des récoltes conduisait Korringa (1941) à indiquer le nombre réel de larves, prêtes à se fixer, présentes dans un volume donné.

Le coefficient de fixation, tel qu'il avait été défini par Borde, paraît cependant avoir rendu d'importants services. D'excellentes fixations ont suivi l'annonce de coefficients élevés. Toutefois, le critère retenu, la présence de la protubérance, ne semble pas suffisamment précis : tel observateur classera au second stade des larves dont l'umbo n'est encore qu'esquissé lorsque d'autres attendront pour le faire qu'il soit bien développé. Cette modification morphologique apparaît, en outre,

vers le deuxième ou le troisième jour de la vie pélagique dont la durée peut atteindre et dépasser 8 à 12 jours. Or, nous l'avons dit, le nombre de larves diminue rapidement ; seul un faible pourcentage parviendra au stade de fixation, caractérisé par une taille rarement inférieure à 0,24 mm et la présence d'yeux.

C'est pourquoi, tout en conservant le principe de la méthode, en continuant d'utiliser le rapport « nombre de larves du 2e stade/nombre total de larves », nous avons choisi comme critère du second stade des éléments qui ne permettent aucune appréciation subjective : la taille d'abord, la présence des yeux ensuite. Les larves mesurant 0,24 mm et plus seront considérées comme étant au second stade ; l'apparition des yeux indiquera, en outre, la proportion des larves qui parviennent véritablement au stade de fixation.

2° Valeur du « coefficient de fixation ».

Le 8 juillet 1958, une importante émission débute en rivière d'Auray, tant à Plessis en amont, qu'à Bascatique en aval. Les numérations atteignent ce jour-là 109 000 et 271 000. L'évolution des larves est très satisfaisante, par une température variant entre 19 et 20°5 jusqu'au 16 juillet (tabl. 48). Le milieu où ces larves évoluent n'est pas immobile. Il s'agit d'un estuaire soumis au jeu des marées dont l'amplitude change chaque jour, ce qui provoque un brassage des eaux et des êtres qui y vivent. Les émissions de larves, en outre, se succèdent. Les informations fournies par le coefficient sont satisfaisantes. Le 12 juillet 20 % des larves, 32 % le 14, 24 % le 15, ont une taille

Date	Taille / N	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Plessis														
8-VII	109 000		12	48	32	8								
9	64 300			32	24	24	12	8						
10	35 200	4	12	24	28	12	12	8						
11	13 500			12	20	36	20	4	4			4		
12	11 800		4		8	36	8	20	4	12	4°	4		
14	26 000			4	8	16	8	12	20	20	4		4°	4°
15	36 400				8	40	16	4	8	4	4°	12°		4°
16	18 000			8	12	24	16	16	12	8°	4			
17	19 800		8	8	16	24	12	16	4	8	4°			
18	50 100		4	36	24	16	8		8	4°				
Bascatique														
8-VII	271 000		12	44	20	12	8	4						
9	65 400		4	44	12	24	8	4	4					
10	74 700			24	20	16	16	16	4					
11	24 600			8	16	32	20	8	8	4	4			
12	56 500				16	20	16	12	20	8	4	4°		
14	35 000			4	16	16	4	12	12	4	8	8	8°	8°
15	20 500		8	16	32	16	8	8		4	4		4°	
16	24 500			24	12	32	4	12	12				4°	
17	3 700		4	12	24	20	8	4	4	4°	4	12°	4°	
18	6 500		4	44	24	12		8		4°	4°			

TABL. 48. — *Evolution des larves aux stations du Plessis et de Bascatique en 1958.* Les tailles sont données en 1/100 de mm ; les signes ° indiquent la présence de larves possédant des yeux.

égale ou supérieure à 0,24 mm à la station du Plessis ; 8 % le 11 juillet, 16 % le 12, 36 % le 14 l'atteignent ou la dépassent à celle de Bascatique. Les pourcentages de larves où les yeux apparaissent sont de 16 % sur les deux bancs. On constate la fixation de plusieurs centaines de naissains sur les collecteurs, dès le 17 juillet.

En rivière de Crach, les fixations exceptionnellement abondantes, obtenues entre le 7 et le 15 juillet 1958, ont suivi une augmentation continue du pourcentage de larves atteignant ou dépas-

sant 0,24 mm. L'émission prenait place le 30 juin et le 1er juillet ; d'autres libérations avaient lieu les 4 et 7 juillet. La proportion de larves atteignant le second stade était de 20 % le 7 juillet, 16 % le 8, 28 % le 9, 24 % le 10 et 52 % le 11. La corrélation entre numérations, évolution des larves et fixation était ici, comme en rivière d'Auray, très étroite.

Date	Taille / N	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
15-VI	89 100		4	52	20	20			4					
17	161 400		4	64	12	8	8	4						
18	35 400		4	16	24	44	12							
19	45 800		8	36	16	24	8	8						
20	18 900	4	4	28	24	20	4	8	8					
21	5 800			16	24	28	12	16	4					
22	10 000	8	36	4	16	16	4	12		4				
24	25 900	8	12	28	28	12	4	4	4					
25	18 000		4	28	36	24		4		4				
26	20 900			12	20	40	12	16						
27	10 800			16	20	24	28	4				4°		

TABL. 49. — *Evolution des larves à la station du Plessis (rivière d'Auray) en 1957.* Les tailles sont données en 1/100 de mm ; le signe ° indique la présence de larves possédant des yeux.

En 1957, de fortes émissions de larves ont eu lieu les 15 et 17 juin en rivière d'Auray ; la température moyenne de l'eau monte de 18° le 15 à 20°5 le 19 et oscille entre 19°5 et 18°6 jusqu'au 26 juin (tabl. 49). L'évolution des larves est cependant très différente de celle observée en 1958. Le pourcentage de larves atteignant 0,24 mm est faible (4 %) ; la fixation l'est aussi. Seulement 10 à 20 naissains se fixent sur chaque collecteur dont il ne subsistera qu'une partie au moment de la récolte, huit mois plus tard. En rivière de Crach, l'émission du 19 juin 1957 (87 000 larves à la Vaneresse) évolue favorablement : 4 % des larves sont au stade de fixation le 27 juin et 26 % le 28 ; 22 % possèdent des yeux : on dénombre le 4 juillet 350 et 400 naissains sur les collecteurs immergés le 24 juin.

Le coefficient de fixation établi à partir de la taille des larves et de la présence des yeux paraît donc être une bonne méthode de prévision des fixations d'*Ostrea edulis*. Il met en évidence la corrélation existant entre émissions et fixations.

2. - FIXATIONS ET COLLECTEURS

1° Collecteurs naturels.

Par collecteurs naturels, il faut comprendre les supports de diverses natures existant sur les fonds marins.

a) Nature du support.

Dans les conditions naturelles, la larve d'*Ostrea edulis* se fixe sur tout corps dont la surface est exempte de dépôt limoneux ou vaseux. On en trouve sur des pierres, des galets, du béton, des concrétions de maerl, des grains de sable, du fer, du bois, des cordages, du verre, du caoutchouc, des matières plastiques, des coquilles de toutes sortes, des algues, etc. Nous en avons recueilli, fixées sur des clous, sur des tests d'oursins morts, sur des fucus, sur des carapaces de carcines vivants, sur des littorines et même sur des bigorneaux perceurs (*Ocinebra erinacea*) qui promènent, ainsi, pendant plusieurs mois ou plusieurs années, celle qui aurait pu être leur proie.

Sur les bancs d'huîtres bretons, les supports les plus usuels sont les huîtres vivantes elles-mêmes, les valves d'animaux morts, les anomies (*Anomia epphipium*), les pétoncles (*Chlamys*

varia), les coques (*Cardium edule*), les palourdes (*Tapes decussatus, aureus, pullastra*), les solen ou pieds-de-couteaux, les galets, les graviers. Cette liste n'est pas limitative.

Année	Fixations	
	sur huîtres vivantes	sur tests vides
1955	43	57
1956	32,3	67,7
1957	55,4	44,6
1958	12,2	87,8

TABL. 50. — *Pourcentages de fixations de naissains d'*Ostrea edulis *sur les huîtres vivantes ou leurs tests vides, en rivière d'Auray.*

L'efficacité de ces divers collecteurs naturels dépend moins de leur nature ou de leur forme que de leur abondance et de leur propreté. En rivière d'Auray, où les huîtres vivantes et mortes constituent le matériel le plus abondant, les fixations de naissains ont lieu soit sur les animaux vivants soit sur les valves des mollusques morts, dans des proportions variables chaque année (tabl. 50). Les fixations sont plus fortes sur les coquilles vides pendant les années de grande production (1956-58) que pendant les années de faible captation (1955-57).

En rade de Brest, nous avons relevé sur le banc de Kéraliou, où les coquilles d'huîtres sont rares mais celles d'anomies très nombreuses, la répartition suivante :

huîtres vivantes ou mortes	18,1 %	pétoncles	5,4 %
anomies	66,3	coquilles St-Jacques	1,2
palourdes	4,2	divers (praires, myes, solens, gibbules, calyptrées)	4,8

En baie de Quiberon, où la proportion de coquilles et d'huîtres vivantes diffère suivant le secteur étudié, le pourcentage de naissains fixés sur les unes ou les autres subit des fluctuations. Dans la partie sud, à peu près dépourvue de coquilles, 80 % des fixations ont eu lieu, en 1958, sur des huîtres vivantes ; au centre, ce pourcentage tombe à 61,6 %, les coquilles représentant le cinquième du volume total ; au nord, il est de 56,8 %, le volume des coquilles étant égal aux deux-cinquièmes de l'ensemble.

Quelle que soit la nature du collecteur, le nombre moyen de naissains fixés par coquille est très voisin ; nous avons noté sur le banc du Roz (rade de Brest) que la fixation moyenne par coquille était le 16 octobre 1958 de :

1,47 sur coquilles d'huîtres
1,22 sur coquilles de pétoncles
1,22 sur coquilles d'anomies qui représentaient, cependant, près de 65 % du nombre total des collecteurs naturels.

Ces données confirment les observations de COLE et KNIGHT-JONES (1948) pour qui les coquilles d'*Ostrea edulis*, de *Cardium edule* et de *Chlamys varia* avaient un pouvoir de captation à peu près identique.

Station	1955	1956	1957	1958	Turbidité (en g/l)
Plessis	83	75	16	22	0,037
Rosnarho	52	56	12	25	0,014
Locqueltas	147	164	42	68	0,008
Rohello	131	183	53	127	
Ours	280	303	93	534	0,007

TABL. 51. — *Répartition annuelle des naissains fixés sur les divers gisements de la rivière d'Auray, d'amont (Plessis) en aval (Ours) en fonction de la turbidité.*

b) Propriétés requises.

Fonction de l'abondance du collecteur, la fixation l'est aussi de la propreté du support. Nous

en trouverons confirmation dans l'examen des fixations relevées sur les divers gisements de la rivière d'Auray, de l'amont vers l'aval (tabl. 51). Les chiffres rapportés concernent le nombre moyen de naissains comptés à la même date et dans le même volume de matériel prélevé sur les bancs. La dernière colonne du tableau donne les valeurs de turbidité de l'eau, au fond, aux mêmes stations le 11 septembre 1957, au moment de la basse mer. L'importance des fixations sur les gisements naturels de la rivière d'Auray varie en sens inverse de la turbidité de l'eau (fig. 35).

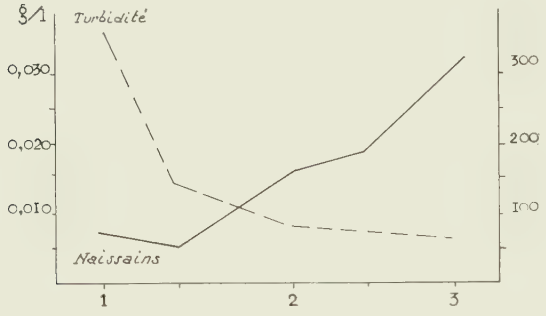


FIG. 35. — *Intensité des fixations de naissains d'*Ostrea edulis *sur les gisements de la rivière d'Auray en fonction de la turbidité* (1 : Plessis, 2 : Locqueltas, 3 : Ours).

L'efficacité des collecteurs naturels dépend donc de leur abondance et de leur propreté. Par suite, toutes les opérations qui assureront un apport de collecteurs ou le nettoyage des fonds au début de la saison de reproduction auront une influence salutaire sur le développement des gisements d'huîtres plates.

2° Collecteurs artificiels.

On appelle collecteurs artificiels ceux que l'industrie ostréicole dispose au long des rives pour capter le naissain.

a) La tuile chaulée.

C'est le collecteur usuel en Morbihan ; on en immerge, chaque année, un nombre toujours croissant. Plus de 20 000 000 auraient été utilisés en 1958, ce qui marque une augmentation sensible sur le chiffre de 12 000 000 indiqué par DALIDO en 1948.

La tuile morbihannaise est une tuile faitière, fabriquée à partir de l'argile, longue de 0,30 m environ. Elle n'est pas vernissée ; sa porosité doit permettre une bonne adhérence de l'enduit calcaire dont on la revêt avant de l'immerger, enduit qui permettra, six à huit mois plus tard, d'enlever la jeune huître sans la blesser. On utilise aussi des plaques de fibro-ciment, en forme de tuile faitière, plus robustes, moins lourdes mais moins poreuses.

Rappelons, pour mémoire, le mode de préparation et de pose de ces collecteurs. A l'aide de deux fils de fer galvanisé, passés dans deux trous percés aux extrémités de chaque tuile, on assemble 10 à 12 collecteurs ; le tout forme un « bouquet » qui après avoir été passé dans un bain calcaire, sera placé soit directement sur le sol si celui-ci est ferme, soit sur un cadre qui l'en isolera, soit sur des piquets de châtaignier ou d'azobé si le sol est vaseux. Afin d'éviter une trop longue exposition à l'air, il est recommandé d'immerger les collecteurs au-dessous de la laisse des basses mers de coefficient 60 à 70.

On n'insistera pas ici sur l'aspect technique de la préparation et du dépôt des collecteurs. Il est bon, cependant, d'apporter quelques précisions sur la composition de la chaux utilisée pour la préparation de l'enduit, facteur qui peut exercer une influence sur la fixation ou sur la récolte.

La chaux utilisée en Morbihan est une chaux éteinte, pulvérulente, moyennement hydraulique, contenant de 50 à 70 % de CaO et de 15 à 20 % d'argile. BOURY (1928) estimait que les meilleurs résultats étaient obtenus à partir d'une chaux dont l'indice d'hydraulicité, c'est-à-dire le rapport des éléments de l'argile à la chaux, était compris entre 0,25 et 0,30. Une chaux trop hydraulique donne un enduit très résistant mais rend difficile l'enlèvement du naissain, opération appelée « détroquage » ou « décollage ». Une chaux trop grasse permettra un détroquage aisé mais l'enduit risque de ne pas résister à une immersion prolongée de 6 à 9 mois. Il serait donc souhaitable de fixer des normes auxquelles devraient répondre les chaux livrées par le commerce.

Les analyses que nous avons fait effectuer par le laboratoire central de l'Institut des Pêches maritimes, à Paris, ont montré qu'il serait vain de vouloir déterminer une composition idéale : la composition des chaux n'est jamais identique, soit en raison de la nature des pierres traitées, soit en raison des modifications apportées dans le mode de préparation (tabl. 52).

	A	B	C	D
Chaux (CaO)	66,64	67,32	58,32	51,04
Magnésie	3,01	1,38	1,58	2,17
Alumine (Al_2O_3)	0,73	1,0	0,48	2,87
Sesquioxyde de fer (Fe_2O_3)	1,61	1,77	1,36	2,11
Silice	3,86	4,28	5,90	11,0
Eléments de l'argile ($Al_2O_3 + SiO_2 + Fe_2O_3$)	6,20	7,05	7,64	15,98
Insoluble aux acides	0,37	0,22	0,99	8,50
Perte par calcination	21,80	22,50	29,50	19,45
Anhydride carbonique (CO_2)	8,91	6,20	13,67	10,29
Sulfates (SO_4)	0,48	0,74	1,90	2,05
Indice d'hydraulicité	0,09	0,10	0,13	0,31

TABL. 52. — *Composition chimique (en %) de diverses chaux utilisées pour la préparation des collecteurs en Morbihan.* A et B chaux de Vendée, C chaux de Mayenne, D chaux de Charente maritime.

b) Les collecteurs-carton.

Afin de réduire les frais de main-d'œuvre que provoque l'emploi de la tuile ordinaire, on a recherché l'emploi de matériaux dont l'écrasement ou le gauchissement permettrait au naissain qui s'y serait fixé de se décoller aisément. Le collecteur-carton, en cellulose moulée, a été l'un des matériaux les mieux étudiés jusqu'ici.

Depuis dix ans, de nombreux essais ont été tentés qui ont donné satisfaction, sur le plan de la fixation du moins. THIEBLEMONT (1955) a rapporté les résultats des intéressantes expériences qu'il a menées en baie de Plouharnel et cité ceux que nous avons obtenus en d'autres secteurs du Morbihan, en ce qui concerne l'huître plate. TROCHON et BARON (1956) ont, de leur côté, souligné l'excellente tenue de ce collecteur dans les zones de production de *Gryphaea angulata* et l'intérêt de le voir supplanter pierres, coquilles, ardoises, etc..., habituellement utilisées comme collecteurs dans le centre-ouest.

Quelle qu'en soit la forme, le carton doit être trempé dans un mélange de ciment, de chaux et de sable qui lui donnera la solidité, la rigidité, l'imperméabilité nécessaires. Le mortier est fait, en principe, à parties égales; il semble bien que la proportion de ciment utilisée dans la pratique soit plus forte que celle de chaux. On assure, de cette façon, une excellente tenue du collecteur mais on rend plus difficile le décollage du naissain.

A surface égale, le rendement des collecteurs-carton est identique ou presque à celui des tuiles ordinaires. Ici, comme dans les conditions naturelles, la forme ou la nature du support sont pratiquement sans effets sur l'intensité des fixations.

3° Influence de l'enduit sur la fixation.

a) Action de la chaux et du ciment.

THIEBLEMONT (1955), observant que des collecteurs enduits d'un mortier de ciment, chaux et sable, avaient capté moins de naissains que les tuiles chaulées servant de témoins, inclinait à croire que le ciment exerçait une action nocive sur la fixation de la larve d'*Ostrea edulis*. En recouvrant son premier enduit d'un lait de chaux, il obtenait des résultats comparables à ceux des tuiles.

Nous n'avons pas constaté, dans nos essais, d'effet semblable. Au contraire, les cartons enduits du mortier au ciment ont récolté un nombre de naissains plus élevé que ceux que nous avions recouvert d'un second enduit exclusivement calcaire. Les récoltes de naissains ont été les suivantes :

	1er	2e	3e	4e
Carton au mortier de ciment	101	112	64	102
avec enduit exclusivement calcaire	9	62	42	36

Dans nos expériences, ciment, chaux et sable étaient en volumes égaux mais non en poids égaux ; la densité de la chaux est inférieure de moitié, environ, à celle du ciment et du sable.

***b)* Action du cuivre sur la fixation.**

Prytherch (1931, 1934) ayant observé, dans les conditions naturelles, une relation entre l'intensité des fixations de *Crassostrea virginica* et la présence de sels de cuivre dans l'eau de mer, émit l'hypothèse que les larves ne pouvaient achever leur métamorphose si elles n'avaient pas ingéré une quantité convenable de ce métal. Bien que Korringa (1941) ait montré que le phénomène constaté par Prytherch avait pu être provoqué par d'autres facteurs que la présence de cuivre, on continue à considérer que cet élément est nécessaire pour permettre aux larves de se fixer (Ranson, 1939, 1943). En l'absence de cuivre, ou pour une teneur inférieure à 0,002 mg/l, les larves ne se développeraient pas après fixation et mourraient au bout de 8 à 14 jours. Au-delà de 0,008 mg/l, le cuivre serait toxique.

Bougis (1959) étudiant l'effet biologique du cuivre en eau de mer, a montré expérimentalement qu'une concentration du métal supérieure à 0,010 mg/l provoquait un retard du développement des larves d'oursins, développement qui était sérieusement contrarié à la dose de 0,020 mg/l. La teneur de l'eau de mer en cuivre, encore mal connue, semble, cependant, présenter des variations pendant la saison pour atteindre des valeurs inférieures ou supérieures aux valeurs optimales. Ces valeurs caractériseraient les eaux « mauvaises » ou « bonnes », favorables ou non à certaines espèces planctoniques.

Elément collecteur	Sans cuivre		Avec cuivre
	1	2	3
1er	101	9	23
2e	112	62	27
3e	64	42	57
4e	102	36	30
5e	46		48
Moyenne	85	37	37

Tabl. 53. — *Essai n° 1. Action du cuivre sur la fixation : collecteurs-carton.*

Nous avons recherché si l'addition d'un sel de cuivre, en l'occurence un sulfate (SO_4Cu), à l'enduit dont on recouvre les collecteurs influençait la fixation des larves d'*Ostrea edulis*. On mélangeait 200 g de sulfate à 25 kg de mortier de ciment, chaux et sable ou à 25 kg de chaux.

Dans le premier essai, le lot n° 1 était enduit d'un mortier de ciment, chaux et sable ; le lot n° 2 était recouvert du même mortier et d'un second enduit calcaire ; le lot n° 3 était préparé comme le lot n° 2 avec, en plus, du sulfate de cuivre (tabl. 53).

Collecteur	Sans cuivre			Avec cuivre	
	1	2	3	4	5
1er rang	23-10	20-30	28-43	41-33	38-36
2e rang	28-22	12-16	28-46	28-46	35-31
3e rang	11-10	26-15	32-48	54-42	36-50
4e rang	40-25	17-22	37-53	27-53	46-22
Moyenne	21	19,7	39,4	40	36,7

Tabl. 54. — *Essai n° 2. Action du cuivre sur la fixation : tuiles enduites d'un lait de chaux.*

Le deuxième essai porta sur cinq « bouquets » de 8 tuiles simplement enduites de chaux, disposées les unes au-dessus des autres, par rangs de 2 (tabl. 54).

Dans le troisième essai, le sel de cuivre était ajouté à l'un des enduits de chaux ; les autres collecteurs-témoins étaient préparés de diverses façons (tabl. 55).

Enduit	Naissains par élément (moyenne)
Chaux seule	17,1
Chaux + SO_4Cu	30,8
Ciment + chaux + sable	37,3
Ciment + chaux + sable + chaux.	19,2
Ciment + sable + enduit de chaux.	38,3

TABL. 55. — *Essai n° 3. Action du cuivre sur la fixation : enduits divers.*

Les résultats obtenus sur les lots traités et les témoins ne permettent pas de tirer de conclusions sur l'action favorable ou non d'une addition de sel de cuivre à l'enduit dont on recouvre les collecteurs artificiels :

dans l'essai n° 1, le rendement des cartons traités avec un sel de cuivre est inférieur à celui du mélange chaux + ciment + sable ;

dans l'essai n° 2, si la récolte sur les tuiles traitées est supérieure à celle des deux premiers lots, elle ne diffère pratiquement pas de celle du troisième lot, non traité ;

dans l'expérience n° 3, le nombre moyen de naissains sur les cartons recouverts d'un enduit auquel un sel de cuivre a été ajouté, s'il est plus élevé que celui des lots simplement enduits de chaux, est plus faible que ceux des lots préalablement cimentés.

Dans les conditions des essais, l'addition de sulfate de cuivre a été sans influence sur l'intensité des fixations ou la survie des naissains captés. Nous n'avons pas recherché si l'emploi d'un autre sel eut donné un meilleur résultat.

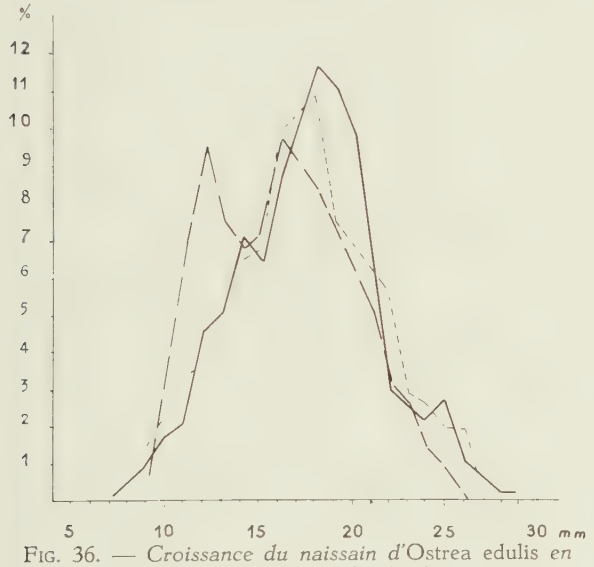


FIG. 36. — *Croissance du naissain d'*Ostrea edulis *en fonction de la composition de l'enduit recouvrant le collecteur ;* ciment et chaux (——), chaux (- - -), chaux et SO_4Cu (— —).

La nature de l'enduit ne paraît pas affecter la croissance du naissain fixé. On a représenté (fig. 36) les courbes de fréquence des mensurations effectuées au cours des précédents essais. Les tailles modales étaient identiques ou presque, à la même date, pour tous les enduits. Les courbes intéressant le lot recouvert d'un mortier de ciment et celui recouvert d'un simple enduit de chaux ne différaient pratiquement pas. L'addition du sel de cuivre, si elle n'a pas permis une croissance supérieure semble avoir eu pour résultat de favoriser des fixations tardives : 2 modes sont nettement distincts, l'un à 12 mm, l'autre à 16 mm. Le dernier se rapproche du mode des autres lots.

Le traitement aurait eu pour effet de limiter l'envahissement des collecteurs par les chlorophycées, ce qui était manifeste, et de maintenir ainsi un état de propreté les rendant aptes à capter plus longtemps les larves. Il a été sans influence sur la fixation des anomies, des serpules ou des ascidies, aussi nombreux sur les collecteurs traités que sur les témoins.

3. - FIXATIONS ET COURANTS

L'observation met en évidence plusieurs faits : les fixations ont généralement lieu pendant les mortes-eaux ; elles surviennent surtout dans les zones abritées, rivières, baies ou anses ; elles se font à des niveaux variables suivant les années.

Ces faits sont la conséquence directe ou indirecte de l'action des courants.

1° Influence de la vitesse des courants.

Les courants, nous l'avons montré, assurent le transport des larves pélagiques et favorisent, suivant l'amplitude de la marée, leur concentration ou leur dispersion. Ils agissent sur la fixation de différentes manières.

Le processus de l'attachement comprend deux phases ; l'une de recherche où la larve rampe à la surface du support, l'autre de fixation où le ciment qu'elle émet la soude au collecteur en une ou deux minutes. Un courant trop violent ne pourra donc que contrarier le phénomène. Or, la vitesse des courants, en un même point ou en des points très voisins, varie non seulement en fonction de l'amplitude mais encore suivant le moment du cycle quotidien de la marée et suivant la profondeur de l'estuaire.

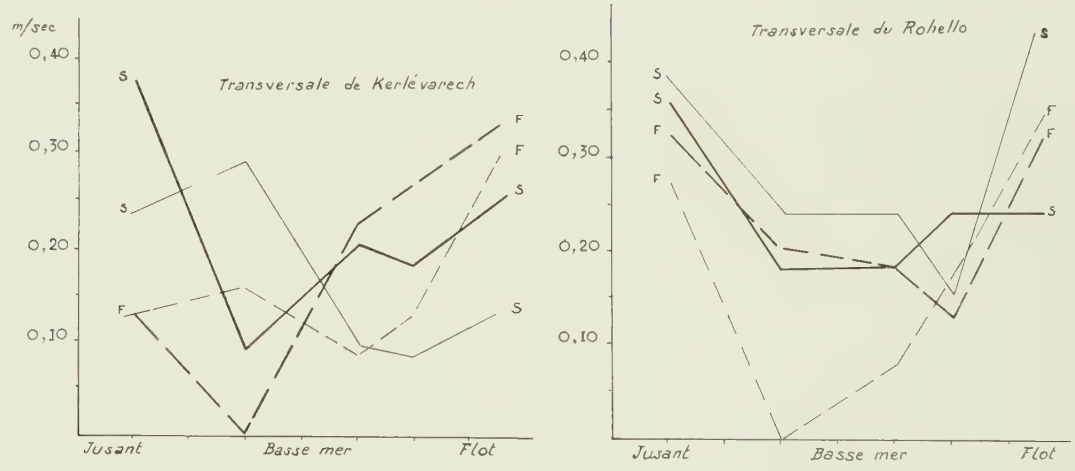


Fig. 37. — *Rivière d'Auray. Vitesse des courants le 25 mai 1958 sur deux transversales* (traits gras : rive droite, traits maigres : rive gauche, S : surface, F : fond).

Nous avons effectué, avec M. Berthois, quelques mesures de courant en rivière d'Auray, le 25 mai 1958, par marée de moyenne amplitude (coefficient 73) (fig. 37). Sur une transversale, à hauteur de la pointe de Kerlévarech en aval, on enregistre d'une rive à l'autre et de la surface au fond des vitesses très différentes d'une heure à l'autre (tabl. 56).

Marée	Rive droite		Rive gauche	
	S	F	S	F
3 h de jusant	0,38	0,13	0,24	0,13
5 h »	0,09	0	0,29	0,16
1 h de flot	0,21	0,22	0,10	0,09
2 h »	0,18	0,28	0,09	0,13
3 h 30 »	0,25	0,33	0,13	0,30

Tabl. 56. — *Vitesse des courants (en m/sec) à différentes profondeurs sur les deux rives, à hauteur de Kerlévarech, en rivière d'Auray* (S surface, F fond).

Au centre de la zone de captage, transversale du Rohello, dans les mêmes conditions de marée, on relève des vitesses différentes (tabl. 57).

D'une façon générale, les courants sont plus rapides en surface qu'au fond pendant le jusant mais ils augmentent plus vite au fond pendant le flot. Ils peuvent varier d'intensité d'une rive à l'autre pendant le flux ou le reflux. Ils peuvent même devenir nuls pendant une grande partie de la marée (tabl. 58).

Marée	Rive droite		Rive gauche	
	S	F	S	F
3 h de jusant	0,35	0,32	0,38	0,27
5 h »	0,18	0,20	0,24	0
1 h de flot	0,18	0,18	0,24	0,08
2 h »	0,24	0,13	0,15	0,17
3 h 30 »	0,24	0,31	0,46	0,34

TABL. 57. — *Vitesse des courants (en m/sec) en surface (S) et en profondeur (F) sur les deux rives, à hauteur de Rohello.*

Marée	S	F
3 h de jusant	0,48	0,36
5 h »	0,24	0
1 h de flot	0	0
2 h »	0,04	0
3 h 30 »	0	0

TABL. 58. — *Vitesse des courants (en m/sec) en surface (S) et au fond (F) sur la rive droite, à hauteur de Port-Blanc, en rivière d'Auray.*

Les mesures rapportées témoignent de l'extrême variabilité de la vitesse des courants en divers points de la rivière d'Auray en fonction d'une amplitude donnée et du cycle de marée. Pour les marées plus fortes ou plus faibles, les mesures seraient différentes. On comprend, dès lors, combien peuvent être diverses les intensités de fixation suivant le lieu d'immersion des collecteurs, la hauteur de la marée au moment de l'attachement, etc...

2° Influence de la quantité de particules en suspension.

La vitesse des courants n'est pas le seul facteur agissant sur la fixation dans les estuaires où les eaux sont rendues plus ou moins turbides soit par un apport de matières minérales dû aux rivières soit par remise en suspension des dépôts sédimentaires des slikkes ou du fond. Les couches plus profondes sont généralement plus turbides que les eaux superficielles, les particules de sable ou de vase y sont plus nombreuses. Associée à la vitesse propre de l'eau, leur action peut empêcher toute fixation, emporter les naissains récemment fixés et encore insuffisamment soudés au collecteur, les blesser et provoquer leur disparition.

SHELBOURNE (1957) a montré, expérimentalement, que pour des vitesses voisines de 3 nœuds (154 cm/sec), 14 des 21 naissains fixés étaient emportés. C'est la vitesse qu'en période de grande marée on relève en beaucoup de points de la partie aval de la rivière d'Auray. Les mêmes résultats seront obtenus, pour des vitesses inférieures à 0,80 m/sec, si la teneur en sable augmente ou suivant la grosseur des grains mis en mouvement. « Dans un plan vertical, la zone de survivance maximale, après fixation, variera donc, de place en place, suivant les fluctuations géographiques de ces deux facteurs, vitesse et turbidité » (SHELBOURNE, 1957).

Inversement, la vitesse de l'eau ne doit pas être trop faible ; une absence de courant, un ralentissement trop accusé, ou trop prolongé, permet la sédimentation des particules les plus fines en suspension dans l'eau : le fond se recouvre de limon ou de vase, ce qui nuit à la propreté des collecteurs et, par là, à la fixation.

La fixation des larves parvenues au terme de leur vie pélagique est donc essentiellement fonction de la propreté et de l'abondance des collecteurs ; elle ne peut avoir lieu que dans les endroits abrités où les courants ont une force suffisante pour empêcher l'envasement sans entraîner la dispersion des larves. Ce sont là des conditions nécessaires à l'établissement permanent de l'espèce dans un biotope comme va le démontrer l'étude de la formation des gisements naturels d'*Ostrea edulis* en Morbihan.

SOUS-CHAPITRE 5

LES BANCS NATURELS

On a défini les bancs naturels « les parties de la côte où se trouvent réunies, d'une manière permanente, toutes les conditions favorables au développement des huîtres » (Ranson 1943,). Leur étude est donc pleine d'intérêt sur le plan écologique.

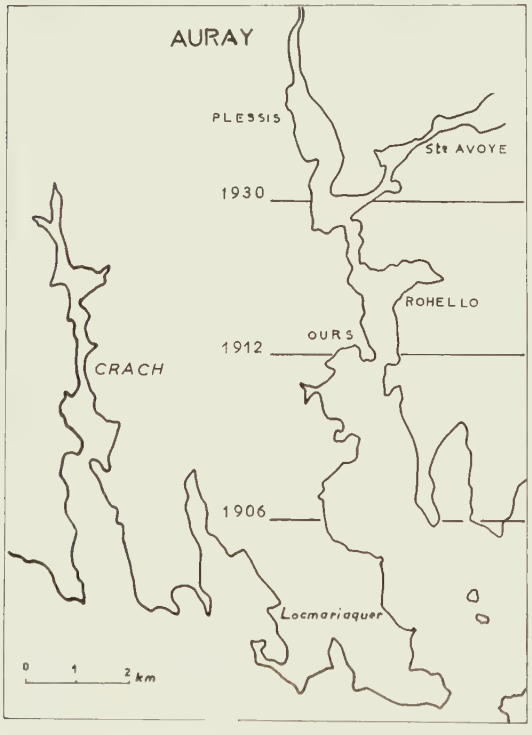


Fig. 38. — *Rivière d'Auray : étapes de la disparition des gisements d'*Ostrea edulis *(1900-1930).*

On connaît les vicissitudes subies par les gisements d'*Ostrea edulis* sur les côtes européennes. Ceux du littoral morbihannais ont présenté, comme les autres, des alternatives de prospérité et d'appauvrissement; beaucoup ont disparu au début du vingtième siècle pour avoir été exploités de façon inconsidérée ou pour avoir été ruinés par les prédateurs et les mortalités (fig. 38).

L'industrie ostréicole qui, à sa naissance, fit largement appel à la production des bancs naturels, fut conduite à développer le captage sur des collecteurs artificiels et devint ainsi tributaire des récoltes. Leur irrégularité, leur médiocrité parfois, furent attribuées à la pauvreté des gisements. « Placer des collecteurs sans la certitude de bancs prospères à proximité, c'est installer des ruches sans abeilles », assurait Dalido (1948). Ainsi naquit la tentative de reconstitution des bancs des rivières du Morbihan qui débuta en 1943 et se poursuit encore.

Nous n'entreprendrons pas de retracer ici les étapes du repeuplement des gisements morbihannais. Elles ont fait l'objet de publications antérieures (Marteil, 1955, 1959). Nous voudrions seulement faire la synthèse des travaux entrepris, des résultats acquis et des observations recueillies au cours des opérations auxquelles nous avons activement participé, afin d'en déduire les règles présidant à la formation des bancs d'huîtres plates.

1. - LA RECONSTITUTION DES GISEMENTS DISPARUS

De tous les gisements dont JOUBIN (1908-1909) a donné la liste, trois seulement subsistaient en 1940 : ceux du Plessis et de Ste Avoye dans la partie amont de la rivière d'Auray, celui de Pénerf dans la rivière du même nom. Il ne restait rien des bancs de Crach qui, après avoir manifesté quelque renouveau en 1937-1938, étaient ruinés en 1940. Dans le golfe du Morbihan, la disparition des zostères vers 1930 et l'abaissement du niveau des vasières qui en avait été la conséquence, avaient favorisé l'apparition d'huîtres naturelles sur les platures du secteur oriental mais les autres gisements connus à la fin du XIX[e] siècle n'existaient plus. Le banc de la baie de Quiberon, enfin, n'était plus exploité depuis 1928, son appauvrissement confinant à la ruine.

1° Technique du repeuplement.

La technique mise au point en 1946 est fort simple. Les fonds des anciens bancs sont soigneusement travaillés ; on enlève le plus grand nombre de coquilles et de débris qui les encombrent ou, si la nature du sol le permet, on effectue seulement un vigoureux hersage.

Cette préparation achevée, on réalise un apport d'huîtres prélevées sur les gisements existants ou sur les parcs de culture. Les quantités semées n'ont jamais été importantes, eu égard aux surfaces ensemencées. Elles ont été, le plus souvent, comprises entre 80 000 et 100 000 sujets. Ni l'origine ni la qualité des huîtres ne semblent avoir eu d'importance ; le même résultat a été obtenu avec des animaux prélevés en rivière d'Auray, en rivière de Pénerf ou sur les parcs du golfe du Morbihan. Le semis est concentré sur une surface aussi faible que possible. Des jets de collecteurs propres, peu avant la période de fixation, complètent l'opération. Il convient, les premiers résultats obtenus, d'assurer l'entretien du gisement en le protégeant de l'action des prédateurs, de l'envasement, etc...

2° Les résultats.

a) Répartition géographique des gisements en 1959.

Baie de Quiberon. Longtemps limité à la partie méridionale de la presqu'île, en aval du port de St Pierre, le gisement se repeupla peu à peu aux abords des concessions ensemencées au milieu de l'été 1951, et, partiellement du moins, à leur emplacement. Il s'étendit progressivement du sud vers le nord et de l'ouest vers l'est. Le littoral de la baie est actuellement bordé d'une zone ostréifère dont seule l'embouchure des rivières et des anses vient interrompre la continuité. La largeur du banc varie suivant que la ligne de sonde — 3 à — 4 s'écarte ou se rapproche du rivage (fig. 39). La pêche a pu y être autorisée dès 1953 et produire 12 tonnes d'huîtres. En 1957, la récolte atteignait 75 tonnes ; elle dépassa 150 tonnes en 1959.

Dans le secteur oriental de la baie, un nouveau gisement s'est établi au nord de la pointe du Grand Mont. Les huîtres jetées là par des bateaux allant de Pénerf dans le Golfe, chargés d'huîtres de drague, ont vraisemblablement contribué à sa formation.

Rivière de Crach. Les deux bancs de Pierre Jaune et de Cuhan, ensemencés le premier en 1951, le second en 1953, sont actuellement prospères. Ils sont limités aux hauts-fonds sur lesquels ils sont établis. Ils assèchent en grande partie lors des plus fortes marées. En revanche, les gisements du Lac et de St Jean, plus en amont, sont toujours ruinés ; aucun semis n'y a été fait.

Rivière de St Philibert. Le développement de l'ostréiculture en cette rivière a contribué à la reconstitution du banc de Larmor depuis longtemps disparu. Des huîtres, entraînées des parcs voisins par les courants, ont favorisé en 1956 de faibles fixations. On y ensemença, en 1957, 1 200 kg de mollusques pêchés à Quiberon. En 1958, les huîtres étaient déjà très nombreuses sur un haut-fond, à l'accore du chenal, à l'appui des parcs de culture.

Rivière d'Auray. Commencées en 1943 sur le banc de Locqueltas, la reconstitution des gisements de cette rivière a été étendue progressivement à tous les bancs disparus : Rosnarho, Ours, Rohello, Marie. Dès 1954, les bancs avaient retrouvé la limite qu'ils atteignaient en 1912 (fig. 40). L'ancien gisement du Lézard, devant Locmariaquer, ayant été concédé et mis en exploitation, des fixations naturelles s'y sont produites ; à l'heure actuelle, tous les gisements existants en 1906 ont été repeuplés.

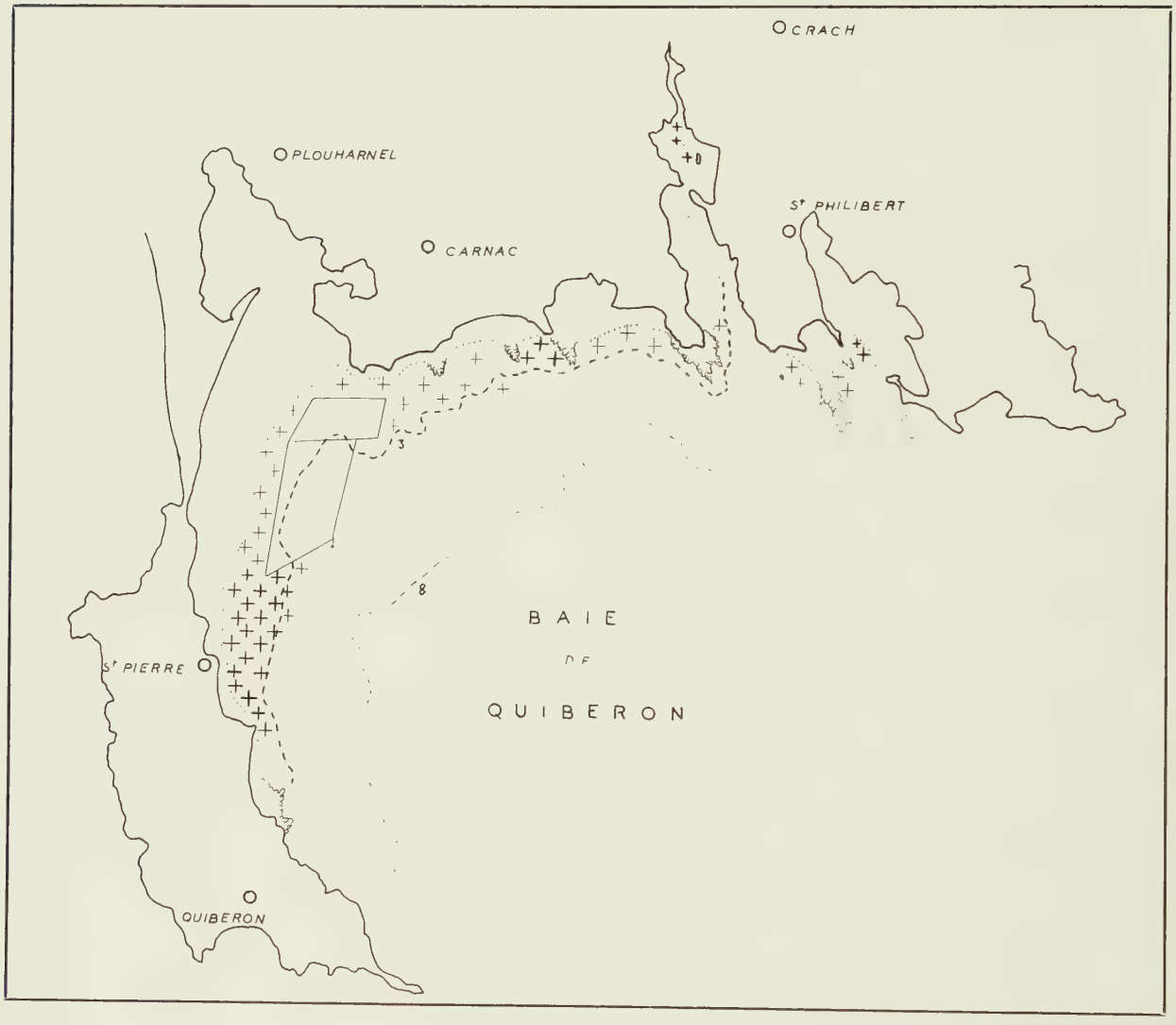


FIG. 39. — *Baie de Quiberon, 1951-1959. Reconstitution du gisement d'*Ostrea edulis (+++) *entre la laisse des plus basses mers et la ligne de sonde — 3, de part et d'autre des concessions d'élevage.*

Golfe du Morbihan. Un apport d'huîtres effectué sur l'ancienne huîtrière de Bernon a favorisé le repeuplement de ce secteur. Une réserve a pu être créée plus en amont, au lieu-dit Montsarrac, en bordure du chenal, ce qui, ajouté aux fixations naturelles constatées sur les vasières de la partie est et nord-est du Golfe, assure une production naturelle importante.

Rivière de Pénerf. Bien que la culture de *Gryphaea angulata* ait ici supplanté depuis 1948 celle de l'huître plate, le gisement d'*Ostrea edulis* de Pénerf est dans un état satisfaisant. Grâce aux travaux menés méthodiquement, il a été développé vers l'aval et couvre, actuellement, une superficie bien supérieure à celle qu'il occupait il y a vingt ans.

FIG. 40. — *Rivière d'Auray : état des gisements d'*Ostrea edulis *avant reconstitution (1943) et après (1959).*

Les gisements naturels d'huîtres plates du Morbihan connaissent donc en 1959 une situation très favorable ; ils occupent la plupart des emplacements où les études antérieures avaient autrefois signalé leur existence.

b) Densité du peuplement.

Il est toujours difficile d'évaluer correctement la richesse d'un gisement de mollusques. Sur les bancs émergents, on peut établir une densité par unité de surface ; c'est la méthode employée par VILELA (1947) pour les palourdes au Portugal, par COLE (1956) sur les gisements de *Cardium edule* en Angleterre, par FIGUERAS (1956) pour les divers coquillages des rias galiciennes.

Il est exceptionnel qu'un gisement d'huîtres plates assèche suffisamment pour qu'on puisse le prospecter pendant assez de temps et y effectuer des prélèvements suffisamment nombreux pour être représentatifs de la population. Dans la plupart des cas, on doit se contenter de récolter par dragage les huîtres et les différents animaux ou matériaux de leur biotope. En utilisant un engin de largeur connue, traîné sur une longueur déterminée, on peut tenter d'établir une densité en huîtres par unité de surface, le mètre carré, et connaissant la superficie du gisement, estimer la population totale,

Gisement	Année 1955			Année 1956		
	N	H	Total	N	H	Total
Plessis	5 000	12 600	17 600	4 500	11 100	15 600
Rosnarho	2 800	6 200	9 000	3 300	10 800	14 100
Ste Avoye	3 600	8 000	11 600	6 500	9 600	16 100
Marie	6 000	4 200	10 200	3 000	2 700	5 700
Locqueltas	6 900	11 600	18 500	10 000	16 800	26 800
Rohello	6 000	6 200	12 200	11 000	16 000	27 000
Ours	16 800	7 800	24 600	18 000	15 000	33 000
	Année 1957			Année 1958		
Plessis	1 000	12 600	13 600	1 200	10 000	11 300
Rosnarho	700	12 000	12 700	1 500	8 300	9 800
Ste Avoye	1 200	15 300	16 500	3 900	12 100	16 000
Marie	300	2 800	3 100			
Locqueltas	2 400	18 200	20 600	4 000	9 600	13 600
Rohello	3 100	26 200	29 300	7 600	18 900	26 500
Ours	5 600	20 600	26 200	38 700	9 900	48 600

TABL. 59. — *Variations du nombre probable de naissains (N) et d'huîtres (H) par m³ sur les gisements de la rivière d'Auray, de l'amont (Plessis) vers l'aval (Ours).*

Gisement	Classe	1953	1954	1955	1956	1957	1958
Plessis	naissains	22,4	34,3	28,2	28,7	7,1	12,0
	18 mois	53,2	25,2	31,6	21,1	40,3	5,7
	2 ans	13,8	30,4	23,8	19,0	21,2	26,0
	3 ans et plus	10,6	10,1	16,4	31,2	31,4	56,3
Ste Avoye	naissains	34,0	40,8	31,6	43,8	7,1	23,0
	18 mois	34,3	23,7	26,0	13,7	45,5	13,8
	2 ans	18,6	17,8	17,8	15,2	21,3	29,6
	3 ans et plus	13,1	17,7	24,6	27,3	26,1	33,6
Locqueltas	naissains	43,4	48,1	43,2	37,0	12,1	29,3
	18 mois	37,0	26,4	25,0	27,5	40,0	3,9
	2 ans	10,9	16,6	18,2	16,0	28,1	17,9
	3 ans et plus	8,7	8,9	13,6	19,5	19,8	48,9
Rohello	naissains			64,5	40,6	10,8	28,7
	18 mois			21,4	28,7	43,1	12,4
	2 ans			10,4	15,0	23,3	24,6
	3 ans et plus			3,7	15,7	22,8	34,3
Ours	naissains	54,5	79,4	68,0	54,6	21,5	79,6
	18 mois	28,5	12,2	20,0	17,1	45,0	5,1
	2 ans	15,3	5,0	8,5	17,4	20,1	7,6
	3 ans et plus	1,7	3,4	4,0	10,9	13,4	7,7

TABL. 60. — *Composition (en %) du stock d'huîtres plates des bancs de la rivière d'Auray, par classe d'âge.* Le gisement de l'Ours a été ensemencé en 1951, celui du Rohello en 1953.

comme l'a fait SHELBOURNE (1957). Par cette méthode, POSTEL (1957) a cherché à déterminer la richesse du stock de *Venus verrucosa* des côtes de la Manche occidentale.

En Morbihan, de 1912 à 1952, les commissions annuelles de visite des bancs ont établi, pour

chaque gisement prospecté, la densité en huîtres par m^2. On peut douter de la valeur des résultats obtenus. Nous en donnerons un exemple. Exploré en octobre 1936, le gisement du Plessis présentait une densité moyenne de 3,7 huîtres au m^2 ; la pêche y était pratiquée en mars 1937 et l'on y récoltait plus d'un million de mollusques (26 tonnes). Les prospections faites au mois de juin de la même année, avant que les fixations de l'été aient, éventuellement, compensé la perte subie, laissaient apparaître une densité moyenne près de deux fois supérieure à celle du mois d'octobre précédent : 6,7 contre 3,7.

Les huîtres sont, en effet, loin d'être uniformément réparties à la surface d'un gisement ; nombreuses ici, elles sont parfois très rares quelques mètres plus loin. Le sol du banc n'est pas uni; sous l'effet des courants, des ondulations, des rides, se créent perpendiculairement au lit du chenal. Au creux des sillons, les coquillages s'accumulent ; au sommet, ou sur la pente, ils font défaut ou sont enterrés dans le sable mis en mouvement au flux et au reflux de la marée. Suivant que la drague court parallèlement ou perpendiculairement au sillon, près du chenal ou près de la rive, le rendement de la pêche sera très différent. L'engin sera empli parfois bien avant que les distances conventionnelles soient parcourues, empli de sable ou de vase, ce qui empêche l'entrée des mollusques, empli d'huîtres s'il passe dans un endroit bien garni. L'abondance des algues peut encore contrarier la récolte et fausser la valeur des densités par unité de surface.

Nous avons donc cherché, depuis 1953, à connaître le nombre probable d'huîtres contenues, non sur une surface donnée, mais dans un volume pêché, en ramenant les résultats au mètre cube. Tous les inconvénients de la méthode par unité de surface ne sont pas supprimés pour autant qu'ils découlent des aléas de la pêche ; l'interprétation des résultats paraît cependant devoir être plus correcte, la mesure d'un volume récolté étant plus précise que celle d'une surface invisible.

A chaque trait de drague, un échantillon du stock est prélevé au hasard, dans l'état où il se présente, huîtres, coquilles et débris mêlés. Le matériel ainsi récolté est trié ; les huîtres sont classées en catégories d'âge ; naissain né dans l'année, coquillages de un an à dix-huit mois, sujets de deux ans, huîtres de trois ans et plus âgées. Il est pratiquement impossible de déterminer avec assez de précision l'âge d'une huître naturelle au-delà de trois ans. L'âge est estimé, non en fonction de la taille, très variable suivant le gisement, mais d'après l'aspect du coquillage, ce qui suppose une bonne connaissance de l'animal.

Nous avons rapporté dans le tableau 59 les fluctuations de la population des gisements huîtriers de la rivière d'Auray, de 1955 à 1958, et précisé les nombres probables de naissains, d'huîtres de divers âges, par m^3. On remarquera les variations de l'intensité des fixations de naissains sur les différents gisements. Nous avons montré (sous-chapitre 4) que l'importance des fixations était fonction de la propreté des fonds et de la turbidité des eaux. La population des parties aval est normalement plus élevée que celle des bancs d'amont bien que le nombre d'huîtres n'augmente pas proportionnellement à l'intensité des fixations. D'autre part, les fluctuations du peuplement sont plus fortes en aval qu'en amont.

La composition du stock par classe d'âge (tabl. 60) met en évidence les variations annuelles observées sur chacun des gisements. Une fixation, forte ou faible, a pour effet de créer un déséquilibre dans la répartition des catégories.

Pour imparfaite que soit la méthode d'évaluation, elle met, cependant, en valeur la prospérité retrouvée des bancs naturels d'huîtres plates du Morbihan. Leur reconstitution va nous permettre de définir les conditions éventuellement favorables à leur formation.

2. - LA FORMATION DES GISEMENTS NATURELS ; RÔLE DES FACTEURS ECOLOGIQUES

L'établissement des bancs naturels dans les rivières et baies du Morbihan est lié à la conjonction de facteurs favorables. Selon Ranson (1943) « salinité, température et nature du fond » seraient les facteurs qui régleraient le mode de répartition locale de l'espèce. Leur implantation, en des points précis, nous semble également répondre à d'autres conditions.

1° Température et salinité.

Nous avons déjà rapporté les mesures de température et de salinité effectuées dans les parties basses et hautes des diverses rivières ostréicoles du Morbihan. On donnera, ici, d'autres valeurs relevées à l'emplacement des gisements à divers moments de marée, en période de crue ou d'étiage, pour les huîtres adultes ou les larves afin de connaître les limites de tolérance de l'espèce (tabl. 61, 62, 63).

Date	Gisement	S ‰	T°
18-I	Dundec	27,2	8°8
	Rion	27,3	8°8
	embouchure	27,9	9°0
11-II	Dundec	25,8	8°4
	Rion	26,0	8°4
	embouchure	23,6	8°2
29-IX	Dundec	35,7	16°6
	Rion	35,2	16°9
	embouchure	35,4	16°8

TABL. 61. — *Salinités et températures, à pleine mer, en période de crue et d'étiage, sur les gisements de la rivière de Pénerf (1955).*

Les températures observées sur les gisements du Morbihan depuis 1954 varient entre + 3° (février 1956) et + 22°9 (août 1955). D'un gisement à l'autre, à la même date et à la même heure, les différences n'excèdent généralement pas 1°.

On constate, d'autre part, que les différences de salinité sur les gisements d'une même rivière ou de deux rivières voisines sont, à la même date et dans les mêmes conditions de prélèvement, plus importantes que celles de la température. C'est ainsi que les eaux profondes baignant le gisement du Plessis en rivière d'Auray, le 13 mai 1958, à pleine mer, avaient une salinité inférieure à 22 ‰ alors que l'on relevait 32,5 ‰ sur le gisement de l'Ours. Sur un même gisement

Date	Gisement	S ‰	T°	Observations
18-I-1955	Plessis	27,6	9°2	pleine mer
	Locqueltas	29,7	9°3	coef. 35
	Ours	30,2	8°6	crue
	Vézy	30,4	8°2	
8-II	Plessis	24,2	9°4	pleine mer
	Ste Avoye	23,6	9°7	coef. 99
	Locqueltas	26,4	9°5	crue
	Ours	26,6	9°5	
12-X	Plessis	35,5	16°0	pleine mer
	Locqueltas	35,5	15°9	coef. 65
	Ours	35,5	15°6	étiage
	Vézy	35,5	15°5	
19-II-1958	Plessis	19,6	8°1	basse mer
	Ste Avoye	13,9	6°8	coef. 87.
	Locqueltas	18,8	7°6	crue
	Vézy	28.4	7°9	

TABL. 62. — *Rivière d'Auray, salinités et températures des eaux profondes sur les gisements d'huîtres plates, en période de crue et d'étiage.*

(Plessis), les salinités peuvent, à pleine mer, varier de 22 à 35 ‰ dans le cours d'une année; à basse mer, la salinité des eaux qui recouvrent les bancs peut descendre au-dessous de 14 ‰ (Ste Avoye, 19 février 1958). La larve peut se développer, comme nous l'avons indiqué (sous-chapitre 3), pour des salinités comprises entre 29 et 35,5 ‰.

On peut donc considérer l'huître plate, *Ostrea edulis*, comme une espèce euryhaline. Il reste que les variations brutales et prolongées de la salure retardent le développement des gonades et nuisent à la qualité des produits, même si elles ne provoquent pas leur mort (sous-chapitre 1).

2° Nature du fond.

La constitution physique du sol conditionne évidemment la fixation des larves qui ne peut se faire dans les zones exclusivement vaseuses entièrement dégarnies de tout support solide et propre.

Partout ailleurs, la nature du fond semble sans importance pour l'établissement d'un banc naturel d'huîtres plates ; on en rencontre sur des sols rocheux ou caillouteux, sur du sable ou du galet, sur du maerl et des vieilles coquilles, sur les objets les plus divers.

Date	Gisement	S ‰	T°	Observations
18-I-1955	Le Lac	31,0	9°2	pleine mer
	Cuhan	31,6	7°5	coef. 35
	Vaneresse	32,3	8°9	crue
8-II	Le Lac	28,8	6°6	pleine mer
	Cuhan	30,1	6°6	coef. 99
	Vaneresse	30,2	9°7	crue
6-X	Le Lac	35,5	16°5	pleine mer
	Cuhan	35,4	16°3	coef. 104
	Vaneresse	35,2	16°5	étiage

TABL. 63. — *Rivière de Crach, salinités et températures des eaux profondes sur les gisements et à l'embouchure, en période de crue et d'étiage.*

Pour importants qu'ils sont dans la répartition locale des gisements d'*Ostrea edulis*, les trois facteurs, salinité, température et nature du fond, ne suffisent pas à rendre compte de tous les aspects de l'implantation des bancs naturels. La reconstitution des huîtrières en Morbihan a permis, en effet, de constater que leur établissement présentait encore les caractéristiques suivantes :

les gisements se sont développés, à l'emplacement des anciens bancs détruits, grâce à un apport d'huîtres ;

ils se sont établis entre la laisse de basse-mer des marées de vive-eau et la ligne de sonde — 3 à — 4, par référence au zéro des cartes, non dans le lit des chenaux mais à leur accore, sur les hauts-fonds, dans les baies et anses abritées à l'appui des pointes ou des accidents du rivage ; ils se sont étendus vers l'amont plus qu'ils ne l'ont fait vers l'aval ;

l'action des prédateurs ou des parasites limite le développement des bancs.

3° Nécessité d'un apport d'huîtres.

On a longtemps considéré qu'il était impossible de faire revivre des populations éteintes en transplantant des huîtres mères issues d'une autre région (KORRINGA, 1946). La reconstitution des bancs de Limfjord (Danemark) étant intervenue loin des emplacements où des parcs artificiels avaient été créés, SPARCK (1951) estimait que l'augmentation du stock était imputable aux seules conditions climatiques qui avaient permis aux quelques mollusques survivants de se multiplier.

Les observations faites en Morbihan depuis 1945 sont susceptibles de modifier ces opinions. Nous avons, en effet, constaté, au cours des travaux de repeuplement des bancs d'huîtres plates qu'un apport de coquillages a immédiatement permis une fixation de naissains qui, toutes les autres conditions réunies, ne se produisait pas auparavant.

Les bancs du Rohello et de l'Ours, en rivière d'Auray, ceux de Pierre Jaune et de Cuhan en rivière de Crach, sont situés au centre des zones de captage. A leur lisière, sont immergées, chaque année, des millions de tuiles. Jusqu'en 1951 et 1953, ils étaient totalement ruinés. Vestiges de leur ancienne prospérité, les coquilles, seules, étaient abondantes. Les travaux effectués pour débarasser les fonds du limon ou de la vase avaient été sans effet sur leur reconstitution. En 1949, par exemple, des larves se fixèrent en nombre considérable sur les collecteurs déposés en bordure des bancs et

sur les gisements repeuplés ; aucune ne s'attacha aux coquilles des emplacements ruinés et non ensemencés en huîtres. A la fin de l'année 1951, quelques dizaines de milliers d'huîtres (50 000 à 80 000) furent semées sur les bancs de l'Ours, en rivière d'Auray, et de Pierre Jaune en rivière de Crach. Dès l'été 1952, *à l'emplacement du semis et là seulement,* de nombreuses larves se fixèrent sur les mollusques vivants ou les coquilles. On renouvela l'opération en 1953 et en 1954 sur les gisements du Rohello et de Cuhan ; les larves s'y fixèrent aussitôt.

C'est un phénomène général, constaté aussi bien à Pénerf et en baie de Quiberon qu'à Auray ou à Crach, sur les bancs reconstitués et sur les concessions accordées à l'emplacement des anciens gisements. Dans tous les cas, un apport de quelques milliers d'huîtres a provoqué une importante fixation de larves à l'emplacement du semis, fixation qui s'est répétée ultérieurement. Un exemple en témoignera : sur le banc du Rohello (rivière d'Auray), ruiné jusqu'en 1953, le nombre d'huîtres a atteint 27 000 par m^3 en 1956 et 29 300 en 1957.

Ce phénomène ne s'est manifesté, toutefois, qu'à l'emplacement des anciens bancs détruits.

Est-ce la conséquence de l'augmentation du stock des reproducteurs ? C'est peu probable. Le nombre d'huîtres apportées a toujours été faible (50 000 à 80 000) et dans la plupart des cas, les mollusques ont simplement été transplantés d'un gisement à l'autre, dans la même rivière. Les quantités de larves pélagiques n'ont pas augmenté depuis la reconstitution (Marteil, 1959).

Est-ce, comme le suggérait Knight-Jones (1951), une réponse olfactive des larves à une sécrétion diffusée dans l'eau par les huîtres âgées ? Sous réserve qu'elle existe bien, cette sécrétion serait rapidement dispersée. Comment les larves pourraient-elles, pour « répondre » à cette sécrétion, lutter contre les courants qui les transportent ?

La présence d'huîtres ne modifierait-elle pas la couverture biologique des fonds en y permettant l'établissement d'organismes favorisant la fixation des larves ? Ranson (1927) a déjà montré que la fixation sur le sol de *Navicula ostrearia,* normalement planctonique, et sa pigmentation, sont intimement liées à la présence des huîtres. Le mucus secrété par les palpes et les branchies des mollusques agglomère l'argile en suspension dans l'eau qui se trouve rejetée, sous forme de grumeaux, enrichis en matière organique. Une quantité considérable de matière organique est ainsi accumulée dans les baies les plus tranquilles, favorisant le développement de protozoaires, d'algues unicellulaires ou de bactéries et, par suite, la fixation des larves d'huîtres. Sur les bancs dévastés, cette matière organique fait défaut ; un apport de mollusques peut rétablir les conditions favorables disparues. Les observations faites par Cole et Knight-Jones (1949) dans leurs essais de reproduction en bassin tendent à confirmer cette hypothèse : les fixations de naissains étaient plus fortes sur les collecteurs recouverts d'une pellicule d'algues, de bactéries ou d'hydroïdes que sur ceux qui en étaient dépourvus.

Mais parce que la reconstitution des gisements ne s'est effectuée qu'à l'emplacement des anciens bancs et dans les limites qu'ils occupaient autrefois, il faut admettre que des facteurs complémentaires interviennent dans ce processus.

4° Etablissement des gisements sur les hauts-fonds ; rôle des courants.

Le développement des bancs d'huîtres plates à l'accore des chenaux, sur les fonds situés entre la ligne de sonde — 3 et — 4 et la laisse des basses mers de vive eau est un phénomène constaté dans tous les secteurs du Morbihan (fig. 39) ainsi que dans l'Odet, la rade de Brest, le Trieux ou la rivière de Tréguier que nous avons eu l'occasion de prospecter.

Avant même la création de l'industrie ostréicole en Morbihan, les huîtres de l'espèce *Ostrea edulis* n'occupaient qu'une partie des rivières (Marteil, 1955). Il existait, comme maintenant, des solutions de continuité. Les prospections minutieuses dont les archives conservent le détail ne font jamais mention de la présence d'huîtres dans les chenaux dont la profondeur dépassait 4 et 5 m. Les travaux de repeuplement entrepris depuis 1943 ont confirmé cette opinion : les amas de vieilles coquilles, vestiges des gisements disparus, ont été trouvés aux endroits indiqués par les auteurs du XIX^e siècle. Nous ne partageons donc pas l'opinion de Joubin (1907) selon qui « autrefois, dans chaque rivière (du Morbihan), le banc était continu et les dénominations diverses dont on se sert pour désigner officiellement ses secteurs ne sont que des fictions administratives commodes qui ne répondent à rien dans la nature ».

Il ne nous paraît pas davantage que cet établissement des gisements huîtriers jusqu'à la ligne de sonde — 4 soit dû, comme le pensait Boury (1929), à une adaptation biologique de l'espèce, conséquence du changement d'habitat provoqué par l'extension de la culture d'*Ostrea edulis* dans la zone intercotidale. Cette hypothèse reposait sur l'opinion généralement admise qui fait considérer l'huître plate comme une espèce des grands fonds. Rien ne permet de dire qu'entre 1868, date du début de l'ostréiculture en Morbihan, et 1959 la profondeur à laquelle étaient établis ou s'établissent les bancs d'huîtres plates se soit modifiée.

Le terme de « banc huîtrier » n'a-t-il pas été utilisé, à l'origine, en raison de l'analogie que les formations coquillières présentaient avec les amas de dépôts sédimentaires ? Le processus de leur établissement n'obéit-il pas à des règles semblables ? Ne sont-elles pas, pour une part, le résultat des affrontements de courants que provoquent la configuration des rives, les avancées rocheuses ou la présence d'îlots ?

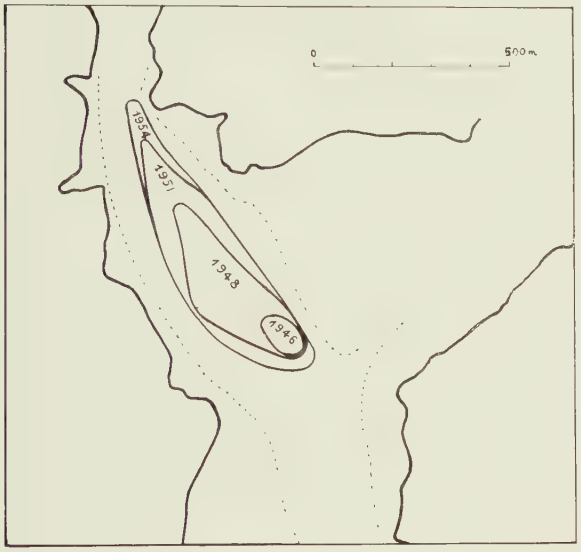


Fig. 41. — *Rivière d'Auray : étapes de la formation du gisement de Locqueltas montrant sa progression vers l'amont.*

L'absence ou l'existence des fixations de larves, et corrélativement celles de bancs naturels, paraissent, en effet, toutes autres conditions réunies, imputables à l'action des courants. Dans les chenaux des rivières bretonnes dont le cours est modelé par la topographie des rives, leur force est souvent telle qu'elle contrarie l'attachement des larves ou qu'elle blesse les naissains fixés et provoque leur disparition par la remise en suspension des particules de sable (sous-chapitre 4).

Ailleurs, dans les baies ouvertes, la vitesse des courants est insuffisante pour empêcher le dépôt des matières colloïdales en suspension, des algues épaves, des débris flottants. Dans ces zones « mortes », les fonds constitués souvent de vase putride sont impropres à la fixation car les collecteurs propres y font défaut.

La tendance qu'ont les gisements, en rivière, à se développer vers l'amont est aussi, croyons-nous, une conséquence de l'influence des courants. Les étapes de la reconstitution du banc de Locqueltas, ou celles du banc de l'Ours, illustrent cette progression dans une direction définie (fig. 41).

Lorsqu'on s'éloigne des obstacles, la propreté des fonds diminue. Les gisements s'établissent dans les zones de « calme relatif » où la vitesse des courants permet à la fois la propreté des collecteurs et l'attachement des larves. Dans les eaux du Morbihan, ces conditions sont naturellement réunies entre la ligne des basses mers de vive-eau et la ligne de sonde — 3 à — 4.

5° Action des prédateurs et des parasites.

La richesse en huîtres des gisements de la rivière d'Auray (tabl. 59) varie de l'aval vers l'amont et, nous l'avons souligné, n'est pas proportionnelle à l'intensité des fixations de naissains. L'établissement des bancs de lamellibranches n'est pas seulement fonction des conditions favorables de salinité, de température, de courants, mais il l'est encore de l'absence ou de la présence des prédateurs ou des parasites et des maladies qui en limitent le développement.

Nos observations montrent qu'en rivière d'Auray deux prédateurs exercent une action déterminante sur l'extension des bancs naturels, les astéries et les bigorneaux perceurs.

L'échec de la reconstitution du banc Marie est exclusivement imputable aux ravages provoqués par les perceurs (*Ocinebra erinacea*) qui détruisent rapidement les huîtres semées et les naissains récemment fixés. Ils y sont si abondants que 70 % des jeunes huîtres attachées sur les coquilles pendant l'été 1958 en avaient été les victimes en octobre.

L'action des astéries s'ajoute à celle des perceurs sur les bancs d'aval. *Asterias rubens* est ici la plus commune. On lui avait attribué une grande part de responsabilité dans la disparition du banc du Rohello. Dès que ce gisement et celui de l'Ours eurent été repeuplés, nous avons pu constater à nouveau, leurs ravages. En 1956, il y a été pêché plus de 7 000 étoiles en quelques jours, à l'aide de fauberts. Les dommages qu'elles provoquent sont énormes : 40 % des huîtres récoltées sur l'Ours portaient les traces de leurs attaques et en avaient été victimes. La limite de leur habitat, en rivière d'Auray, peut être fixée au niveau de la pointe du Berly, partie supérieure du gisement de Locqueltas. Il est rare d'en trouver au-delà où la dessalure des eaux et la nature plus vaseuse des fonds contrarient leur progression. En baie de Quiberon, *Mathasterias glacialis* est plus commune qu'*Asterias rubens ;* elle occupe aussi les parties basses des rivières.

Parmi les parasites ou les compétiteurs, nous citerons l'éponge *Cliona celata,* le gastéropode *Crepidula fornicata* et la balane *Elminius modestus.*

Cliona celata attaque les huîtres des gisements les plus profonds (Locqueltas, Rohello, Ours en rivière d'Auray, baie de Quiberon, rivière de Pénerf) ; elle est absente des gisements les plus hauts (Plessis et Ste Avoye). Suivant l'emplacement, 3 à 25 % des mollusques sont atteints. Cette éponge perforante, si elle nuit à la qualité de la coquille, ne paraît pas, cependant, affecter les fonctions vitales de l'huître.

Crepidula fornicata fut introduit en Angleterre à la fin du siècle dernier, transporté sur des huîtres provenant des Etats-Unis d'Amérique. Il a envahi, depuis, les rivières anglaises et les côtes hollandaises.

Bien que, selon Lambert (1935), il en ait été trouvé quelques exemplaires vers 1885 « aux environs de Quimper », la présence de ce gastéropode a rarement été signalée sur le littoral français jusqu'en 1945, l'immersion des coquillages étrangers ayant été interdite. Les opérations de débarquement, effectuées en 1944 sur la côte normande, permirent aux crepidules fixés sur les coques des vieux navires, coulés pour servir d'appontements, de s'établir sur les gisements du Calvados dont ils peuplent désormais les moulières. En 1949, on en trouva quelques individus sur des coquilles St Jacques (*Pecten maximus*) de la rade de Brest ; l'année suivante, ils y formaient déjà des chaînes. Sa progression, en cette région, a continué ; il est devenu un hôte commun des coquilles St Jacques sur lesquelles nous avons trouvé jusqu'à onze individus (1959). Il existe sur les huîtres des gisements de la rade, sur les moulières et les parcs de culture. En Morbihan, nous en avons découvert trois exemplaires au mois d'octobre 1955 sur le banc huîtrier de Pénerf. Plus récemment, il en a été recueilli sur des gryphées.

Elminius modestus, originaire de Nouvelle-Zélande, s'est établi entre 1940 et 1944 dans les estuaires du sud de la Mer du nord, apporté, selon toute vraisemblance, parmi les salissures garnissant la coque des navires. Cette balane a peuplé les rivières anglaises, puis les côtes de Hollande, de Belgique et le littoral français de la Manche. Très répandu sur la côte nord du Finistère en 1953, ce cirripède avait gagné la côte sud de la Bretagne, la limite méridionale de son extension s'établissant en 1955 à la rade de Lorient (Bishop et *alt.*, 1957). Nous l'avons récemment découvert, parmi d'autres balanes déjà connues, entre la pointe de Quiberon et celle de Piriac. *Elminius modestus* peuple désormais toutes les rivières du Morbihan, notamment la Vilaine et le Traict de Mesquer. Nous l'avons trouvé, fixé sur des pierres, des fascines, des moules, des huîtres et sur les tuiles immergées pour collecter le naissain. Il pourrait devenir rapidement un compétiteur sérieux des mollusques comestibles.

L'établissement des bancs naturels d'*Ostrea edulis* en Morbihan semble donc conditionné moins par les valeurs de salinité ou de température ou par la nature du fond que par l'action des courants. Leur formation paraît être favorisée par l'existence de zones de « calme relatif » qui permettent l'attachement des larves et la propreté des collecteurs. Leur extension est fonction de l'action exercée par les prédateurs.

En conclusion, les faits exposés dans ce chapitre mettent en évidence l'influence de certains facteurs écologiques dans la reproduction d'*Ostrea edulis* en Morbihan et l'établissement de l'espèce en des biotopes bien définis.

Dans des conditions normales de salinité (S comprise entre 30 et 35 ‰), température et nourriture sont les facteurs essentiels du développement des gonades. Lorsque, pendant l'hiver, sous l'effet de pluies exceptionnellement abondantes, les huîtres sont exposées à une dessalure brutale et prolongée, on observe une perturbation dans les premières phases du cycle sexuel ; en limitant le taux de filtration et de nutrition, et, par là, l'accumulation des matières de réserve, la salinité, associée à la turbidité, devient le facteur prépondérant.

La température et, sans doute aussi, la nourriture conditionnent la durée de la vie pélagique des larves dont l'évolution est possible dans des eaux dont la salinité est comprise entre 29 et 35 ‰.

Abondance et propreté des collecteurs, vitesse des courants influencent la fixation et l'établissement des gisements naturels d'*Ostrea edulis* dont la reconstitution peut être tentée avec succès par l'apport d'huîtres adultes sur l'emplacement des bancs disparus. On suppose que cet apport favorise la prolifération d'organismes favorables à la fixation des larves.

CHAPITRE III

L'HUITRE PORTUGAISE

GRYPHAEA ANGULATA LAMARCK

Dès la fin du XIX[e] siècle on importa en Morbihan des huîtres portugaises. On en fit venir du Portugal en rivière de Crach en 1867, avant même l'incident du « Morlaisien », ce navire dont la cargaison avariée, rejetée à l'embouchure de la Gironde, aurait permis l'implantation de l'espèce sur les côtes françaises. En 1869 et jusqu'en 1879, d'autres apports eurent lieu à Crach, à Auray ou à Etel. En dépit des controverses que suscitèrent ces introductions, de petits lots de gryphées furent à nouveau jetés dans les rivières du Morbihan avant qu'un décret ne vienne interdire, en 1923, tout dépôt d'huîtres portugaises au nord de la Vilaine afin de protéger la production d'*Ostrea edulis* contre la concurrence, éventuelle, de l'huître étrangère.

Ce n'est qu'en 1948 que cette interdiction devait être levée au profit des centres d'élevage d'Etel et de Pénerf, à l'exclusion des rivières du bassin morbihannais, productrices d'huîtres plates.

Depuis dix ans, les parcs de l'Etel et de la Pénerf ont reçu des milliers de tonnes de gryphées, nées sur les côtes de la Charente ou importées directement des gisements du Tage et du Sado (Portugal). Agés généralement de dix-huit mois au moment du semis, les mollusques séjournent sur les concessions, de un à trois ans, avant d'être expédiés sur les marchés de consommation ou d'être livrés, pour affinage, aux ostréiculteurs marennais. Cette nouvelle culture a donné aux centres d'Etel et de Pénerf un essor économique certain qui s'est traduit par un accroissement du nombre des concessions, l'agrandissement ou la construction d'établissements de stockage et de triage, la mise en service d'engins nouveaux, l'engagement d'un personnel plus nombreux.

Sur le plan biologique, l'introduction de *Gryphaea angulata* en Morbihan a eu, pour principal effet, d'étendre le domaine géographique de l'espèce. Nous nous proposons, en ce chapitre, d'en fixer les nouvelles limites et d'étudier les facteurs qui ont favorisé son implantation dans un nouveau biotope.

SOUS-CHAPITRE 1

DOMAINE GEOGRAPHIQUE

Nous en fixerons les limites par référence aux années 1948, date de l'introduction des gryphées à Etel et Pénerf, et 1959.

1° Situation avant 1948.

Les huîtres portugaises introduites en rivière de Crach en 1867-69 ne s'étaient pas reproduites. En 1874 cependant de jeunes gryphées apparaissaient sur les rochers du littoral. En 1897 ou 1898

une véritable invasion, dit-on, suivit, en rivière d'Etel, l'immersion de quelques paniers d'huîtres mais les jeunes portugaises disparurent dès l'année suivante. Un gisement de faible importance se forma, dans le port d'Auray (banc dit de « St Goustan ») et JOUBIN (1906) puis DANTAN (1914) signalèrent la présence, constante sur les parcs de St Philibert ou de Crach, de quelques gryphées que les ostréiculteurs, alors, prenaient soin de détruire soigneusement.

Dans une étude publiée en 1932, LAMBERT rapportait la présence de gryphées non seulement au sud de la Loire mais aussi au nord, vers le Pouliguen. On les savait présentes à la pointe du Bile en Pénestin, sur les moulières de la rive nord de la Vilaine, vers Billiers, sous Pénerf et sur les rochers de la presqu'île de Rhuys. Il s'agissait toujours d'un petit nombre d'individus rassemblés en quelques points remarquables : les Granges sous Billiers, le Bile sous Pénerf, le Bozec et Roh Béniguet sous Sarzeau. En 1946 et 1947, nous en constations encore la présence.

Malgré l'interdiction portée en 1923, des huîtres portugaises furent immergées en divers points du littoral morbihannais. On constata dès lors, périodiquement, l'existence de naissains de cette espèce sur les collecteurs déposés pour capter l'huître plate dans les rivières de Crach ou de St Philibert, dans la baie de Plouharnel ou la rivière d'Auray. Dans les meilleures conditions l'observateur le plus scrupuleux dénombra 60 gryphées sur 160 000 naissains de plates, 10 ou 12 portugaises pour un million de jeunes *Ostrea*, exceptionnellement 1 portugaise pour 500 huîtres indigènes de deux ans (1932). En rivière d'Etel, subsistaient quelques individus très âgés, à coquille épaisse, longs parfois de 20 cm et pesant plus de 800 grammes. On trouvait des échantillons semblables dans les parties hautes de la rivière d'Auray.

2° Situation en 1959.

L'espèce est toujours présente au sud de la Loire où sa culture a été développée dans la baie de Bourgneuf. Au nord du fleuve, elle se maintient sur les rives émergentes, notamment à la pointe de Villès-Martin. Entre Loire et Vilaine, la densité de peuplement augmente progressivement : rares au Croisic et à la pointe de Piriac, les huîtres portugaises sont très nombreuses dans le Traict de Mesquer, sur les deux rives de la Vilaine et à l'intérieur du fleuve où des gisements se sont formés dès 1949 à l'emplacement des anciennes moulières détruites (fig. 42). Des fixations ont été observées à plus de 10 km de l'embouchure.

A proximité de l'étier de Billiers, les rochers sont littéralement couverts de gryphées ; le peuplement diminue vers l'ouest mais on en voit encore sur les moulières du littoral de Damgan, jusqu'à l'embouchure de la Pénerf. Dans la rivière, lieu des premiers essais de culture en 1948, des huîtres portugaises se sont fixées mais en quantités peu importantes et d'intensité variable suivant les années. En 1954 on ne comptait qu'une gryphée par 400 naissains d'huîtres plates captés sur les collecteurs. On les trouve généralement dans la partie aval et plus souvent sur la rive gauche que sur la rive droite. La vitalité du gisement d'*Ostrea edulis* n'a pas eu, jusqu'ici, à souffrir de l'introduction de *Gryphaea angulata*.

De la Pénerf à l'entrée du golfe du Morbihan, les fixations d'huîtres portugaises sont demeurées peu nombreuses et localisées aux points où leur présence avait été signalée depuis longtemps : pointe de Penvins, Le Bozec, Roh Béniguet, port de St Jacques.

Dans le bassin morbihannais producteur d'huîtres plates, aucune modification sensible n'a été encore apportée à la situation antérieure. On y a certes constaté la présence de jeunes huîtres portugaises sur les collecteurs ou les ouvrages mais les quantités dénombrées n'ont pas été plus élevées que celles qui avaient été relevées naguère : une ou deux gryphées par « bouquet » de dix à douze tuiles, un pour 5 000 naissains d'huîtres plates, 62 pour 26 000 huîtres plates de deux ans. En 1953 et 1954, les fixations ont même été négligeables. A la fin de l'été 1958, de jeunes gryphées se sont attachées aux rochers ou sur les installations des parcs d'élevage et les collecteurs de la pointe de Quiberon à Kerhostin, en rivière de Crach, à St Philibert et dans la partie aval d'Auray. On en a vu également sur la côte nord de l'île d'Hoedic.

En rivière d'Etel, les fixations de portugaises ont été faibles depuis 1948, en dépit des quantités importantes de sujets d'élevage qui y ont été semées. On trouve quelques gryphées sur les murs des

bassins ou sur les rochers, près du rivage. Sur les collecteurs immergés en 1957 et 1958, ce sont des larves d'huîtres plates qui se sont fixées. Au-delà de la rivière d'Etel, des huîtres portugaises ont été trouvées, çà et là : baie de Riantec, rivière du Belon, estuaire de l'Odet (Kérorgan).

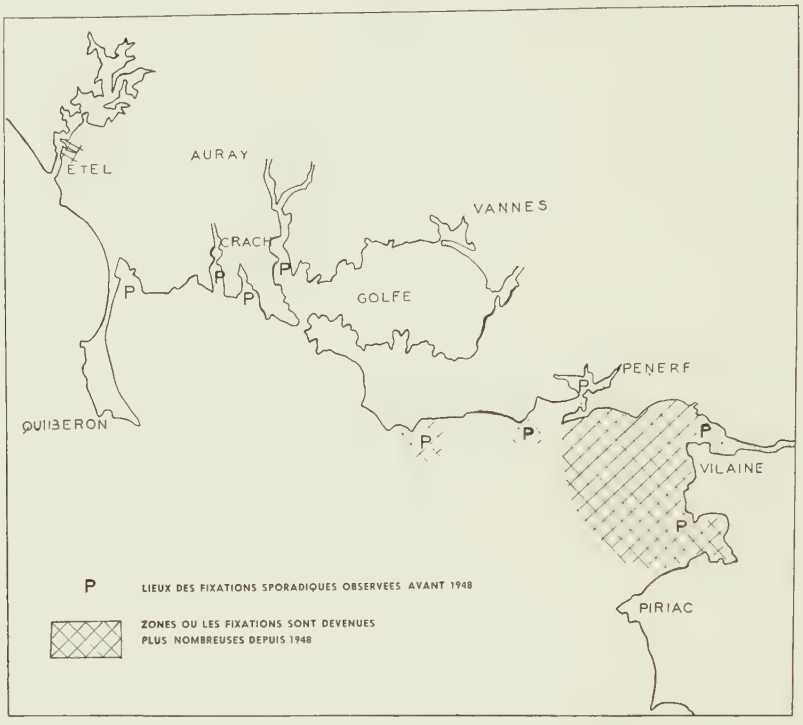


FIG. 42. — *Extension naturelle de* Gryphaea angulata *en Morbihan (1948-1959).*

En dehors de la Vilaine, il ne s'agit généralement que de fixations temporaires rendues possibles par des conditions exceptionnellement favorables. Dans l'estuaire de la Vilaine, il s'agit désormais d'une population stable où les fixations se répètent annuellement depuis 1948. Il est donc permis d'affirmer que le domaine géographique de *Gryphaea angulata* n'est plus limité au sud de la Loire ; la Vilaine forme maintenant la limite septentrionale de son extension.

SOUS-CHAPITRE 2

REPRODUCTION ET ECOLOGIE

Gryphaea angulata s'étant établie dans la Vilaine et son estuaire, nous avons recherché les conditions qui ont favorisé son implantation en cette région en les comparant à celles des secteurs où la population n'a pas augmenté. Ceci nous a conduit à étudier la reproduction des gryphées en fonction des facteurs écologiques dans des biotopes variés et à pratiquer des élevages expérimentaux dans les rivières où leur culture était interdite.

A. - LA GAMETOGENESE

1. - Méthode d'évaluation.

Les étapes du cycle sexuel des gryphées ont été évaluées statistiquement suivant une échelle comportant les stades suivants :

stade 1 : la gonade est peu développée et recouvre au plus la moitié de la masse viscérale ; il est difficile d'obtenir des produits sexuels, même par forte pression ;

stade 2 : la gonade est bien développée et recouvre entièrement la glande digestive ; de nombreux gamètes peuvent être obtenus par pression modérée mais leur dissociation est difficile ;

stade 3 : la gonade est très développée, souvent hypertrophiée ; une épaisse couche blanc-crême enveloppe la masse viscérale ; les gamètes sont très abondants, se dissocient très aisément ; les ovocytes mesurent de 70 à 140 µ ;

stade 4 : il y a régression du volume de la gonade dont la coloration change et devient jaunâtre ; la glande digestive est visible, dans la partie antérieure notamment ; les gamètes sont moins abondants ;

stade 5 : la gonade est vide ; quelques éléments résiduels subsistent éventuellement ; l'huître paraît « maigre ».

La maturité sexuelle serait atteinte au stade 3. La ponte prendrait place entre les stades 3 et 4. Elle serait terminée au stade 5. La classification adoptée est empirique. Son avantage est de permettre de saisir le moment de ponte et de suivre le phénomène sur un grand nombre d'individus dans plusieurs stations à des dates rapprochées.

Dates 1956	Plouharnel					Crach					Golfe (Noyalo)				
	stades (en %)					stades (en %)					stades (en %)				
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
10-VI	3	33	64									20	80		
15-VII			100				7	83				13	87		
20-VIII			100				3	97					97	3	
25-IX			100					97		3			100		
31-X			80	13	7			97	3				94	3	3

TABL. 64. — *Cycle sexuel de* Gryphaea angulata *de même provenance (Etel) élevées expérimentalement en baie de Plouharnel, en rivière de Crach et dans la partie amont du golfe du Morbihan.*

2. - Evolution sexuelle.

Les résultats des examens pratiqués en Vilaine, à Pénerf, à Etel, dans le golfe du Morbihan, à Plouharnel et en rivières d'Auray et de Crach, sur des huîtres nées localement ou introduites volontairement sont rapportés dans les tableaux 64 à 69.

On constate que la gamétogenèse s'est déroulée normalement jusqu'au stade de maturité sexuelle (stade 3) dans tous les centres d'élevage ou de dépôt et pour toutes les huîtres. Ce stade est atteint soit à la fin du mois de juin soit en juillet ou en août.

Il n'y a donc pas, comme le supposait GUÉRIN-CANIVET (1912), atrophie des fonctions génitales des gryphées adultes séjournant dans les eaux du littoral du Morbihan. Partout en effet, là même

où l'espèce ne s'est pas naturellement établie, les produits génitaux se sont formés et se sont développés. Les huîtres importées du Portugal en 1958 en rivière de Pénerf ont présenté un cycle identique ; le stade de réplétion était atteint le 1er juillet.

Dates	Stades (en %) 1	2	3	4	5
1954					
16-VII		7	93		
19-VIII		10	25	48	17
17-IX			65	9	26
1955					
21-VI		100			
19-VII		49	22	29	
5-IX		40	43	17	
20-		12	4	76	8
17-X			24	52	24
1956					
1-VII		26	67	7	
26-		10	76	7	7
26-VIII			73	20	7

TABL. 65. — *Cycle sexuel de* Gryphaea angulata *en Vilaine (Vieille Roche).*

Dates	Pénerf Stades (en %) 1	2	3	4	5	Etel Stades (en %) 1	2	3	4	5
1954										
16-VII	2	36	62			2	26	72		
19-VIII		22	42	36				78	16	6
17-IX		2	46	18	34			58	14	28
25-X		14	38	34	14			33	45	22
1955										
24-V	4	89	7			10	90			
21-VI		64	36				10	90		
19-VII			100				4	96		
5-VIII			100				34	66		
5-IX			73	23	4			90	4	6
17-X			10	23	67			10	23	67

TABL. 66. — *Cycle sexuel de* Gryphaea angulata *dans les rivières de Pénerf et d'Etel.*

Origine / Date	Vilaine Stades (en %) 1	2	3	4	5	Pénerf Stades (en %) 1	2	3	4	5	Etel Stades (en %) 1	2	3	4	5
12-VII			45	35	20		10	90					100		
21-IX				100				96	4				100		
19-X				100									100		

TABL. 67. — *Cycle sexuel de* G. angulata *d'origines diverses déposées dans la partie amont de la rivière d'Auray (1956).*

Date	Natives Stades (en %) 1	2	3	4	5	Etel Stades (en %) 1	2	3	4	5
12-VII		15	85				5	95		
21-VIII		7	93					100		
25-IX			97		3			97		3
6-XI			80	10	10			90		10

TABL. 68. — *Cycle sexuel de* G. angulata *nées en rivière et provenant d'Etel, déposées dans la partie aval de la rivière d'Auray (1956).*

Date	1 Stades (en %) 1	2	3	4	5	2 Stades (en %) 1	2	3	4	5
3-VI	2	13	85				17	83		
1-VII			100					100		
15-IX			28	72				28	62	10
10-XI								12	88	

TABL. 69. — *Cycle sexuel de* G. angulata *importées du Portugal en rivière de Pénerf le 21-4-1958, déposées en caisses surélevées (1) et sur le sol (2).*

On observera cependant que le stade de maturité est acquis plus rapidement en Vilaine qu'ailleurs et que les différentes phases du cycle sexuel s'y déroulent plus régulièrement que dans les autres rivières morbihannaises. Est-ce la conséquence de facteurs écologiques particuliers à cet estuaire ?

FIG. 43. — *Température et salinité des eaux profondes des parties amont de la Vilaine* (——) *et de la Pénerf* (— —) *pendant la reproduction de* G. angulata, *en 1955.*

3. - Influence de la température et de la salinité.

Selon RANSON (1949) la température plus que la salinité serait cause de la formation des produits génitaux.

La gamétogenèse chez les gryphées du Morbihan s'est déroulée pour des températures comprises entre 10° et 18° de mars à juillet et des salinités variant entre 26 et 35 ‰ (fig. 43).

Il faut cependant observer que pendant la période de développement des gonades, les salinités sont toujours restées inférieures à 34 ‰ et ont été comprises, le plus souvent, entre 29 et 33, la valeur de 35 n'étant relevée qu'à la fin du mois de juin, en juillet ou en août lorsque le stade de maturité est atteint. On notera encore qu'en Vilaine, où le cycle sexuel s'est déroulé plus rapidement qu'ailleurs, la salinité était inférieure à celle des autres centres alors que les températures étaient voisines sinon identiques (fig. 43).

Il semblerait donc qu'une légère dessalure des eaux favorise, à température égale, un développement plus rapide des gonades de *Gryphaea angulata.*

4. - Rôle de la nourriture.

a) **Le plancton.** Le tableau 70 donne la liste des principaux éléments planctoniques recueillis en Vilaine pendant l'année 1956. Comme dans les autres rivières du Morbihan, on y assiste au printemps à une éclosion et à une multiplication de formes nouvelles dont certaines deviennent ici si nombreuses qu'elles représentent, à elles seules, la presque totalité des éléments récoltés : *Coscinodiscus* d'avril à novembre, *Biddulphia sinensis* et *Biddulphia mobiliensis* à la fin de l'été et en automne. La présence de nauplii et de cypris en janvier, mars, juin et septembre, témoigne, par ailleurs, de la multiplicité des pontes de cirripèdes.

L'abondance des *Coscinodiscus* et des *Biddulphia* en été et en automne est caractéristique des eaux de la Vilaine. Ces diatomées sont beaucoup moins nombreuses dans les autres rivières morbihannaises, à Pénerf notamment où le zooplancton domine pendant la saison estivale.

b) **Les matières organiques dissoutes.** La teneur en matières organiques dissoutes est, en Vilaine, très semblable à celle des autres centres du Morbihan. Dans des conditions identiques de prélèvement, elle était le 17 septembre 1959, de 2,296 mg par litre dans la partie amont de la Vilaine et de 2,565 mg en aval pour des salinités de 28,0 et 30,9 ‰. Elle était le même jour de 2,450 mg à Pénerf et de 1,990 mg à l'embouchure de la rivière d'Auray, les salinités étant respectivement de 35,0 et de 34,8 ‰.

Le développement des gonades des gryphées en Vilaine est donc favorisé par une légère dessalure des eaux et une abondance exceptionnelle du phytoplancton.

Eléments	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N
Copépodes	+++		+	+++		++	+++		++	+	+
Copépodes, nauplii	+++		+	+++		+	+				
Cirripèdes, nauplii	+			++	+	++	+++		+		++
« cypris	+		+++			++			++		
Larves lamellibranches.				+		+	+	+	+		
« gastéropodes				+		+			+		
Foraminifères				+						+	
Perediniens										+	
Zoés décapodes									+		
Melosira				++		+					
Coscinodiscus			++	+++	+++	±±±	±±±	±±±	±±±	±±±	±±±
Rhizosolenia				+	±±±						+
Chaetoceros											
Biddulphia sinensis	+		++				+		±±±	±±±	+++
« mobiliensis.			+		++		++		±±±	±±±	+++
« favus						+++	+			+	
Synedra				+++	+	+			++		
Navicula	+		++	+		+++				+	

TABL. 70. — *Variation annuelle de la composition du plancton en Vilaine (1956) (+ présence, ++ peu nombreux, +++ très nombreux, ±±± exceptionnellement abondant).*

B. - LA PONTE

1. - Durée et intensité.

La maturité des gonades n'a pas toujours été suivie, en Morbihan, par l'émission des gamètes. La ponte a été plus ou moins précoce suivant les rivières ou les années ; elle a été complète ou partielle ; elle a parfois fait défaut (tabl. 64 à 69, stades 4 et 5).

La ponte débuta en juillet, en 1955 et 1957, chez les huîtres de la Vilaine, fut maximale en septembre et se poursuivit en octobre et novembre. Le phénomène ne commença qu'en août à Pénerf et à Etel pour atteindre sa plus forte intensité en septembre et en octobre. Aucune émission de gamètes ne fut constatée avant le mois de septembre dans les autres rivières de 1954 à 1956 ; elle y fut toujours faible, intéressant 3 à 6 % des mollusques en septembre, 20 % en novembre 1954. Très souvent, les produits sexuels ne furent pas émis ; ils furent résorbés pendant l'hiver.

2. - Influence de la température et de la salinité.

La ponte débuta le 16 juillet 1954 en Vilaine ; la température de l'eau atteignait 18° le 20. Une forte variation thermique du 20 juillet au 2 août (18°-22°) favorisait, sans nul doute, l'émission des gamètes si bien que le 19 août, 65 % des huîtres examinées se trouvaient aux stades 4 et 5, d'après ponte. On observait le même phénomène en 1955 où la ponte présentait un maximum après une élévation de température passée de 20° le 11 août à 22°5 le 25.

On en peut conclure, semble-t-il, que ce rapide réchauffement de l'eau provoque ici, comme chez *Ostrea edulis*, le déclenchement de la ponte chez les animaux sexuellement mûrs. LE DANTEC (1957) constatait également dans le bassin d'Arcachon que les numérations de larves les plus importantes - conséquence probable d'une ponte antérieure - étaient faites lorsque la température de l'eau dépassait 22°.

RANSON (1940) estime, cependant, que l'huître portugaise ne peut libérer ses produits génitaux lorsque la salinité est supérieure à 29 ‰. Dans une eau de densité supérieure à 1 022, la gryphée

éprouverait des difficultés à émettre ses œufs (Bierry et Gouzon, 1939) ; l'huître maigrirait et se trouverait, de ce fait, dans un état physiologique précaire et sujette aux maladies.

Or, en Vilaine où les pontes de gryphées furent massives, les salinités étaient comprises entre 29 et 33 g/l en 1954, entre 33 et 34 g/l en 1955. A Pénerf, les pontes eurent lieu pour des salinités égales ou supérieures à 35 g/l en 1954 et en 1955. Lorsque l'expulsion des gamètes n'a pas été faite, les huîtres n'ont pas maigri ; les gryphées du golfe, de la rivière d'Auray ou de la baie de Plouharnel présentaient, au contraire, l'apparence d'huîtres « très grasses » du fait de l'abondance des produits sexuels. La résorption des éléments génitaux a eu lieu progressivement. La maigreur des produits ne suit donc pas une absence de ponte ; elle est plutôt une conséquence de pontes tardives survenant en octobre ou en novembre à une époque où les conditions de température ou de salinité sont défavorables à une accumulation des matières de réserve.

C. - LARVES ET FIXATIONS

1. - Les larves.

Gryphaea angulata est ovipare. Les larves ont une vie entièrement pélagique dont la durée moyenne n'est pas inférieure à trois semaines. Mesurant de 70 à 110 µ lors de leur apparition dans le plancton, elles atteindront près de 400 µ après avoir acquis une teinte rouille. Les larves les plus âgées auraient tendance, dans les eaux de la Seudre (Trochon, 1955) à gagner les couches les plus profondes, sans que ce tropisme soit influencé par la température ou la salinité. Le mode de fixation des larves de gryphées est semblable à celui des larves d'*Ostrea edulis* que nous avons précédemment décrit.

Il a toujours été difficile de déceler la présence de nombreuses larves de *Gryphaea angulata* en Vilaine ou à Pénerf bien que des pêches de plancton, au moyen de filets appropriés, aient été fréquemment effectuées. Cependant nous en avons régulièrement découvert quelques spécimens. En 1955, elles apparaissaient en Vilaine le 1er septembre et leur présence était constatée pendant tout le mois ; leur taille variait de 130 à 326 µ. On les trouvait le 31 juillet 1956 et 1957 dans les mêmes eaux et jusqu'au 8 septembre. En 1958 le plancton en contenait du 22 août au 26 septembre, date à laquelle des larves de 380 µ étaient présentes.

Des larves ont été pêchées à Pénerf le 21 septembre 1954, les 17 et 24 août 1955, le 15 septembre 1955 et le 6 août 1956. Il s'agissait de jeunes larves mesurant de 108 à 170 µ. Les fréquentes récoltes de plancton effectuées à Etel et dans les autres centres morbihannais n'ont pas permis de trouver jusqu'ici de larves de gryphées alors qu'on y pêchait des larves d'*Ostrea edulis*. Les larves d'huîtres plates étaient également présentes à Pénerf, où existe un banc de l'espèce, et aussi en Vilaine le 27 août 1957.

2. - Les fixations.

Les époques auxquelles les fixations de gryphées ont été observées en Morbihan s'échelonnent du 20 juillet à la fin du mois de septembre et aux premiers jours d'octobre. Les fixations les plus fortes ont souvent lieu entre le 25 août et le 20 septembre (tabl. 71) ; des fixations de plus faible importance peuvent intervenir avant ou après ces dates (tabl. 72).

L'examen des collecteurs immergés en Vilaine a renseigné sur les dates de fixation. Pendant les essais de captage réalisés en 1954 et 1955, nous déposions, à intervalles réguliers des collecteurs divers : coquilles, tuiles, cartons, etc...

En 1954, aucune fixation n'était observée sur les collecteurs déposés avant le 2 septembre ; quelques naissains s'attachaient entre le 2 et le 17 septembre (*un pour cent* coquilles d'huîtres). Le 28 octobre, chaque coquillle portait 1 ou 2 naissains et chaque carton 61 à 87 naissains. La taille des

Année	Fixations maximales
1954	après le 20 septembre
1955	entre le 5 et le 20 septembre
1956	du 25 août au 15 septembre
1957	du 15 au 25 juillet
1958	après le 20 septembre

TABL. 71. — *Epoques des fixations maximales de gryphées en Vilaine.*

Année	Fixations secondaires
1954	du 2 au 17 septembre
1955	du 25 juillet au 30 août
1956	du 25 juin au 25 août
1957	du 25 juillet au 15 août

TABL. 72. — *Epoques des fixations secondaires de gryphées en Vilaine.*

jeunes huîtres fixées était alors comprise entre 1,5 mm et 6 mm, la plupart mesurant 2 à 3 mm. La plus forte fixation avait eu lieu après le 20 septembre.

En 1955, la pose des collecteurs expérimentaux fut échelonnée entre le 9 juillet et le 5 septembre. La plus forte fixation a eu lieu après le 5 septembre comme le montre le tableau 73.

Dates		Importance des fixations
de pose	d'examen	
9-VII	5-IX	5 par coquille
19	5	4 —
9-VIII	5	4 par tuile
22	5	0 —
22	17-X	780 —
5-IX	20-IX	56 par coquille

TABL. 73. — *Importance des fixations de* G. angulata *en fonction de la date de pose des collecteurs (Vilaine 1955).*

3. - Influence des conditions hydrologiques.

***a)* Température.** Les observations faites en Vilaine en 1954 et 1955 renseignent utilement sur les températures nécessaires à la bonne évolution des larves pélagiques jusqu'à leur fixation (tabl. 74).

Selon BORDE J. et F. (1938), la fixation des gryphées ne se fait bien que pour une température égale ou supérieure à 22°. Les observations

1954			1955		
Dates	Aval	Amont	Dates	Aval	Amont
20-VII	17°9	18°1	13-VII	21°	21°
			19	21°5	21°
			27	21°	21°
2-VIII	20°	22°	3-VIII	21°	21°
17	18°5	18°5	11	20°	20°2
23	17°9	18°	17	21°	21°5
30	18°7	19°6	25	22°	22°5
8-IX	18°5	18°5	1-IX	21°5	21°5
15	17°	16°2	9	20°5	21°
21	17°	16°2	15	18°	18°5
			22	18°	18°2
			29	18°	18°1
4-X	16°	15°8	5-X	17°5	17°3
12	16°	15°8	12	16°5	16°2
19	15°5	15°7			

TABL. 74. — *Températures de l'eau (au fond) dans les parties aval et amont de la Vilaine.*

faites en Vilaine en 1955 confirment cette opinion. un nombre élevé de naissains s'étant fixé lorsque les températures étaient voisines de 22°. Comme chez *Ostrea edulis,* la proportion de larves de *Gryphaea angulata* parvenant au stade de fixation est d'autant plus grande que, toutes les autres

conditions réunies, la température de l'eau est plus forte. Les mêmes résultats ont été obtenus dans les divers centres de captage de la côte atlantique en 1955 (Lafuste et *alt.* 1957).

Une température inférieure à 20° n'empêche cependant pas l'évolution d'un nombre satisfaisant de larves jusqu'au stade de fixation. Les constatations faites, en 1954 puis en 1956, le prouvent. Les fixations relevées après le 20 septembre 1954 en Vilaine provenaient de larves dont la vie pélagique, longue de 20 à 30 jours, s'était déroulée dans des eaux dont la température s'échelonnait entre 18°5 le 17 août et 16°2 le 21 septembre. En 1956, leur évolution se fit pour des températures comprises entre 19°5 et 18°.

***b)* Salinité.** Nous avons montré dans la première partie de ce travail l'importance des eaux douces drainées par la Vilaine. Ces apports lui assurent, même pendant les étés chauds et secs

Date	Halguen				Vieille Roche			
	T°		S ‰		T°		S ‰	
	surf.	fond	surf.	fond	surf.	fond	surf.	fond
24-V	16°7	16°3	30,1	31,9	16°5	16°	29,9	31,8
14-VI	17°5	17°	28,5	30,8	17°5	16°8	24,2	27,3
23	20°5	19°5	27,9	31,3	21°	19°6	28,5	30,3
13-VII	22°5	21°	32,8	33,8	22°	21°	31,2	32,5
19	22°5	21°5	32,1	33,6	22°	21°	33,4	33,3
27	21°	21°	33,3	33,7	21°5	21°	32,3	33,1
3-VIII	21°5	21°	32,9	33,9	22°	21°	32,9	33,1
11	20°5	20°	33,5	34,9	20°7	20°2	32,3	33,9
17	21°5	21°	34,6	34,3	22°	21°5	33,8	33,8
25	23°	22°	34,0	34,3	23°5	22°5	33,5	33,7
1-IX	22°	21°5	34,3	35,2	22°3	21°5	34,2	34,2
9	21°	20°5	34,2	34,5	21°5	21°	33,9	34,2
15	19°	18°	33,9	34,5	19°	18°5	33,0	34,0
22	19°	18°	34,2	34,1	19°	18°2	34,4	34,3

Tabl. 75. — *Vilaine 1955, températures et salinités, à pleine mer, en surface et au fond, à l'embouchure (Halguen) et en amont (Vieille Roche).*

comme le fut celui de 1955, une légère dessalure. Au moment des plus fortes températures, la salinité des eaux prélevées à pleine mer, en profondeur, n'a jamais atteint 35 ‰ dans la partie amont et n'a dépassé cette valeur, en aval, qu'une seule fois (tabl. 75). En 1954 comme en 1956, les salinités furent le plus souvent inférieures à 33 ‰ (tabl. 76). Pendant la durée de la vie pélagique des larves de *Gryphaea angulata* et leur fixation, les salinités des eaux de la Vilaine ont été comprises entre 28 et 35 ‰.

Date 1954	aval	amont	Date 1955	aval	amont
20-VII	34,2	31,9	19-VII	33,6	33,3
			27	33,7	33,1
2-VIII	33,5	29,9	3-VIII	33,9	33,1
			11	34,9	33,9
17	32,2	32,0	17	34,3	33,8
23	32,4	28,7	25	34,3	33,7
30	34.0	32,6			
8-IX	32,5	32,3	1-IX	35,2	34,2
15	32,8	32,7	9	34,5	34,2
21	32,7	29,2	15	34,5	34,0
4-X	31,2	29,6	22	34,1	34,3
			29	34,2	33,9

Tabl. 76. — *Salinités des eaux de la Vilaine, en profondeur, à pleine mer, en 1954 et 1955.*

Ces données ne concordent pas avec les affirmations de Ranson (1940, 1948) pour qui les larves de l'espèce exigent, pour se développer, une salinité comprise entre 18 et 23 ‰. « Seules atteignent le stade prodissoconque adulte et peuvent se fixer sur un support, les larves qui se sont développées pendant 15-20 jours dans les eaux saumâtres des rivières dont la densité est de 1 015-1 020 » (Ranson, 1940). Dans les eaux à salinité plus élevée, la proportion des larves dépassant le dixième jour de croissance, serait toujours très faible. C'est parce que ces conditions ne seraient que très rarement remplies à Arcachon et dans le bassin de l'île d'Oléron que les fixations y seraient moins fortes et moins régulières que dans l'estuaire de la Gironde et dans la Seudre.

Korringa (1957) a déjà discuté cette affirmation et mis en évidence que les huîtres du genre *Crassostrea* (= *Gryphaea*) peuvent croître et se reproduire dans des eaux de salinité supérieure à 18-23 ‰. Les observations faites en Vilaine, particulièrement pendant l'été 1955 où l'intensité des fixations a été très forte, montrent nettement que les larves de gryphées peuvent, dans les conditions naturelles, supporter des salinités comprises entre 33 et 35 ‰.

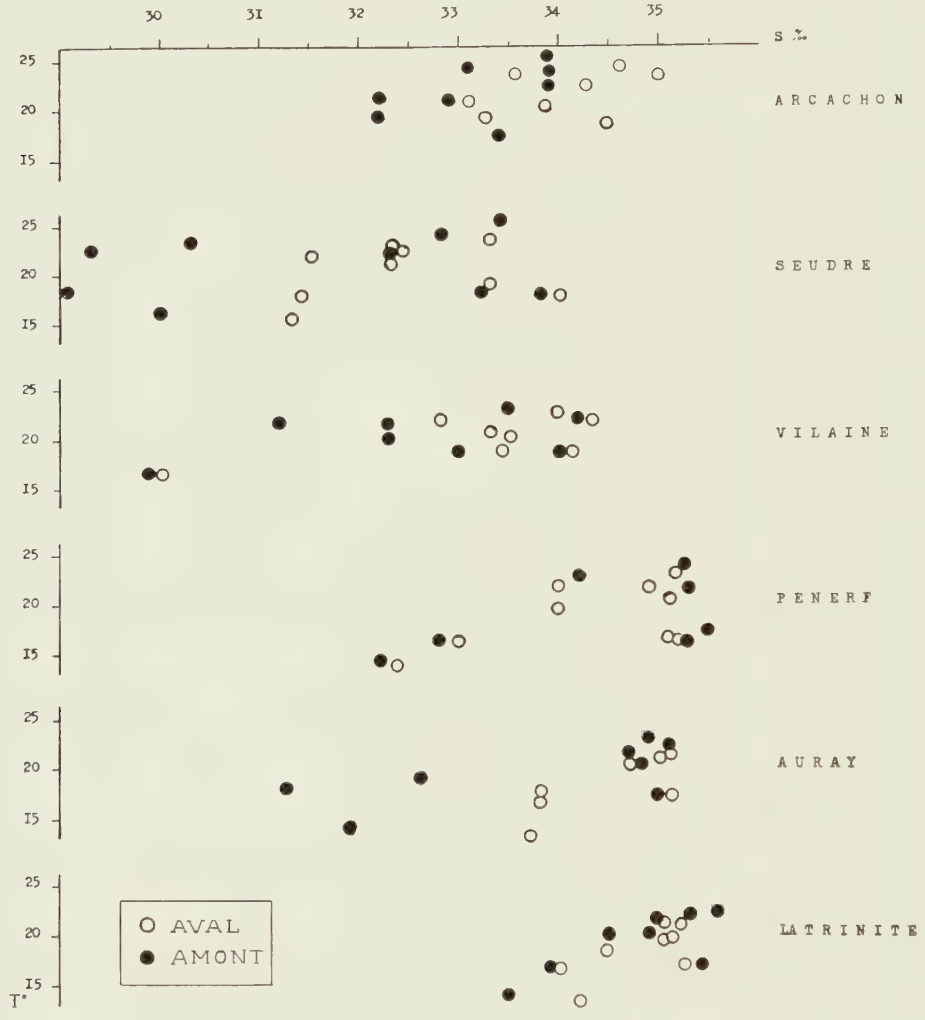


Fig. 44. — *Diagrammes T-S des eaux de surface à Arcachon, dans la Seudre et en Morbihan pendant la reproduction de* G. angulata *(mai-septembre 1955).*

Il est d'ailleurs remarquable que les conditions de salinité propres à la Vilaine soient très voisines de celles des autres centres producteurs d'huîtres portugaises de la côte atlantique française. Les diagrammes T-S (fig. 44) des eaux de surface établis pour la période mai-septembre 1955 qui vit les gryphées se fixer abondamment partout, témoignent que les salinités ont été toujours supérieures à 23 ‰ et le plus souvent comprises entre 30 et 34. Une salinité de 23 ne

saurait donc être considérée comme un seuil critique de la croissance des larves de *Gryphaea angulata,* dans les conditions naturelles.

Il reste vrai que le développement des larves d'huîtres portugaises et leur fixation s'effectuent bien, sinon dans des eaux saumâtres, du moins dans des eaux légèrement dessalées. C'est ainsi qu'il existe une différence très nette entre la salinité de la Vilaine et celle des autres rivières du Morbihan (fig. 44).

D. - HABITAT DE *GRYPHAEA ANGULATA*

Les limites du nouveau domaine géographique des gryphées ont été définies au début de ce chapitre. L'étude de l'habitat de *Gryphaea angulata* renseignera sur les conditions écologiques favorables à sa distribution.

1. - Répartition horizontale.

Introduite en 1948 sur les parcs de la rivière de Pénerf, l'huître portugaise s'est établie dès 1949 dans la Vilaine et sur les côtes environnantes. L'intensité des fixations diminue à mesure qu'on s'éloigne de l'embouchure du fleuve. La pointe de Penvins, au nord-ouest, celle de Piriac, au sud-ouest, délimitent l'extension naturelle des gryphées en cette région (fig. 42).

2. - Répartition verticale ; niveau de fixation.

Considérée comme une espèce côtière, *Gryphaea* habiterait normalement la zone des fucus tandis qu'*Ostrea* vivrait dans celle des laminaires, à la limite inférieure de la zone intercotidale et même un peu au large. Dans son implantation en Morbihan, *Gryphaea angulata* s'est établie, en fait, à des niveaux différents suivant le secteur géographique considéré.

C'est ainsi qu'en Vilaine, elle a pris la place de moulières disparues, formant des bancs naturels sur les hauts-fonds, à l'accore des chenaux. Elle a occupé les gisements de Tréhudal et de Kerdavid, de Pengroix et du « Vaisseau », situés *au-dessous* du 0 des cartes, à la cote — 2 à — 3. Sur les rives émergentes, elle s'est fixée partout où la nature du sol l'a permis, lorsque pierres ou coquilles ont brisé l'uniformité vaseuse des slikkes. Elle a atteint la limite supérieure de la zone des fucus. Le peuplement se trouve réparti depuis la cote — 3 à la cote + 2 environ.

A mesure qu'on s'éloigne de l'embouchure, le niveau de fixation s'élève. Sur les parois abruptes de la côte de Pénestin, les gryphées font défaut près de la laisse des basses mers ; elles n'apparaissent que vers la cote + 2. Sur la rive nord, bordée d'éboulis jusqu'à l'étier de Billiers, la partie basse est pratiquement dépeuplée mais à partir de la cote + 0,60, les roches sont littéralement couvertes d'huîtres.

Les deux espèces, *Ostrea edulis* et *Gryphaea angulata* cohabitent en rivière de Pénerf. La première occupe le niveau le plus bas et forme un gisement prospère jusqu'à la cote — 3. Entre + 0,30 et + 0,80 environ, huîtres plates et portugaises coexistent, les premières plus nombreuses vers le bas, les secondes plus abondantes vers le haut. Au-delà et jusqu'à + 2, seules les gryphées sont présentes. A la pointe de Penvins, les huîtres plates vivent au pied des rochers, les huîtres portugaises étant fixées plus haut entre + 2 et + 3.

Dans le bassin morbihannais, la répartition des deux espèces est analogue aux endroits où elles coexistent. Les gryphées occupent les tuiles supérieures des « bouquets » de collecteurs et les parties hautes des murs de bassins, des cales ou des ouvrages dont le pied est garni d'*Ostrea*. La même distribution existe entre Quiberon et Kerhostin où des gryphées se sont attachées en 1958.

3. - Rôle des facteurs écologiques.

a) **Nature du sol.** La constitution physique du sol, la nature du collecteur, ne paraissent pas influencer la distribution de *Gryphaea angulata* en Morbihan. L'huître portugaise s'y attache en effet sur les supports les plus divers : pierres, ardoises, coquilles de lamellibranches, tests de cirripèdes, bois, caoutchouc, fer, etc... En Vilaine, elle ne manque que sur les slikkes dépourvues de tout substrat solide. En dehors de l'estuaire, roches schisteuses ou granitiques, bancs de lamellibranches ou coquilles diverses offrent des surfaces propices à la captation.

b) **Température.** Nous avons souligné qu'il n'existait pas de notable différence entre les températures de l'eau de la Pénerf et de la Vilaine pendant la période de développement sexuel et la ponte (fig. 43). Pendant la durée du stade natant, à la fin du mois d'août et en septembre, le refroidissement des eaux de la Pénerf est, cependant, plus rapide que celui des eaux de la Vilaine.

En 1955, on relevait, les 15 et 29 septembre, 19° en Vilaine contre 16°7 et 16°8 à Pénerf. En 1956, la température de l'eau, en surface, était de 19° le 29 août en Vilaine et de 17° à Pénerf, de 18° le 14 septembre en Vilaine et de 17° à Pénerf. La température des eaux profondes était plus basse de 1° environ que celle des eaux superficielles en Vilaine alors que les deux températures étaient très voisines en Pénerf.

Bien que nos observations aient montré la possibilité pour les larves d'évoluer jusqu'au stade de fixation pour des températures comprises entre 18°5 et 16°2, il reste qu'une température plus élevée tend à augmenter l'intensité des fixations. Sur ce plan, les larves de gryphées trouvent donc en Vilaine des conditions de température plus favorables que dans les autres rivières du Morbihan.

Ce fait ne saurait, à lui seul, expliquer les différences constatées dans la répartition verticale des gryphées dans la région Pénerf-Vilaine. Selon Trochon (1955) le pourcentage de larves proches du stade de fixation est toujours plus élevé en profondeur qu'en surface, quelle que soit la température, ce qui confirmerait « la tendance générale des larves à se mouvoir dans les couches profondes qui seraient leur habitat normal ». Vraie dans les eaux de la Seudre, cette conclusion ne l'est plus aux extrémités de l'aire de répartition, en Morbihan.

c) **Salinité et courants.** La distribution des fixations de l'huître portugaise en Morbihan, sur le plan horizontal et sur le plan vertical, nous semble être influencée par les salinités et les courants beaucoup plus que par la température ou la nature du sol.

La zone de peuplement (fig. 42) coïncide, en effet, avec la zone d'étalement des eaux dessalées de la Vilaine et les lieux d'échouage des flotteurs immergés pour l'étude des courants. L'intensité des fixations diminue, en outre, avec l'augmentation de la salure des eaux. Cette conclusion est fondée sur les observations suivantes.

1°) Sur les deux rives de l'estuaire de la Vilaine, la salinité augmente de l'embouchure vers l'ouest (pointe de Penvins) ou le sud (pointe de Piriac). Aux points extrêmes de la distribution des gryphées, la salinité reste inférieure à celle des eaux de la Pénerf (fig. 45).

2°) Par marée de vive-eau, les eaux de la Vilaine caractérisées par leur transparence, leur température et leur salinité, s'étalent, au jusant, et atteignent les bouées d'accès au chenal de Pénerf, le plateau de la Recherche et se dirigent vers l'île d'Hoedic et l'île Dumet.

Le flot, longeant la côte de Rhuys de l'ouest vers l'est, est caractérisé par des eaux claires, de salinité supérieure à 35 ‰ et des températures inférieures à celles des eaux issues de la Vilaine. Sa poussée se fait d'abord sentir sur le fond. Il repousse en définitive les eaux sorties du fleuve, auxquelles se sont mêlées celles de la Pénerf, vers les deux rives et le fond de l'estuaire dont la forme affecte celle d'un entonnoir, accumulant dans le fleuve les eaux moins salées ou les rejetant en surface. Les accidents géographiques du littoral, l'existence à l'entrée de la Vilaine de hauts-fonds, celle de fosses dans le lit du fleuve, créent des milieux où les eaux dessalées peuvent s'accumuler à des hauteurs variables et en couche d'autant plus épaisse qu'on pénètre davantage en Vilaine (fig. 46).

3°) L'étude des courants, menée dans des conditions très diverses, a mis en évidence la pénétration des eaux du large en Pénerf et le refoulement des eaux côtières vers les rives de

l'estuaire (fig. 15). Les lieux d'échouage des flotteurs lancés en Vilaine concordent bien avec les points de fortes fixations de gryphées.

La répartition des eaux salées et dessalées, fonction du débit de la Vilaine, du coefficient de marée, de la direction et de la force des courants, rend compte, à notre avis, de la distribution des huîtres portugaises dans la partie orientale du Morbihan.

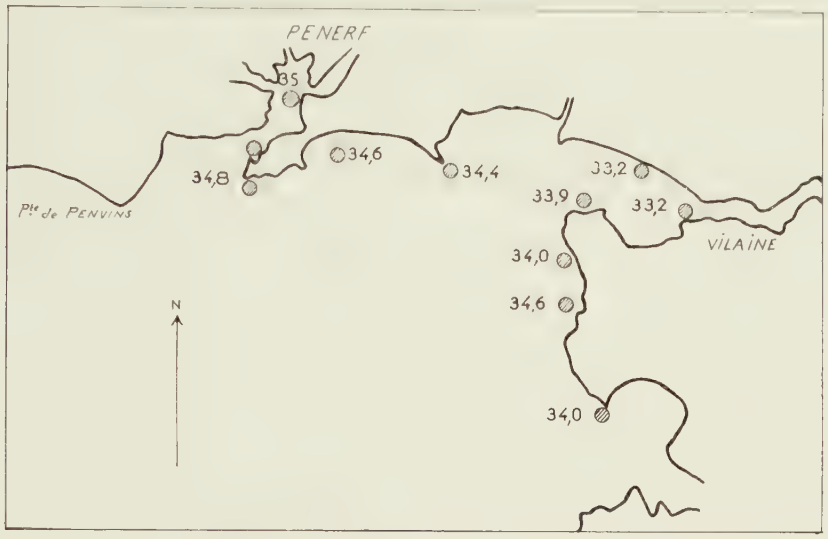


FIG. 45. — *Salinité des eaux de surface sur les rives du bassin Pénerf-Vilaine, le 30 août 1954 à pleine mer.*

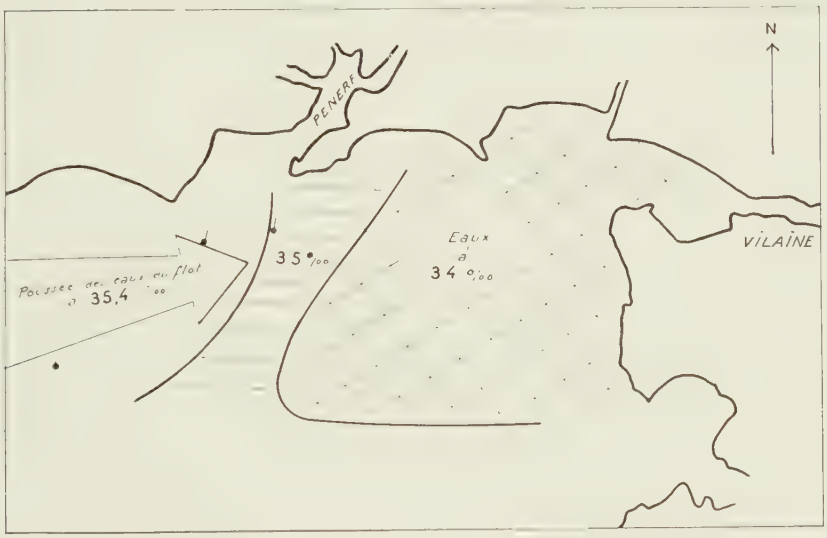


FIG. 46. — *Répartition des eaux marines et des eaux de la Vilaine le 14 septembre 1954.*

Nées à Pénerf ou en Vilaine, comme le prouve la récolte de petites larves de 108 à 130 μ, les larves trouvent dans les eaux de la Vilaine, caractérisées par une salinité inférieure à 34 ‰ et une température légèrement plus élevée qu'ailleurs, des conditions favorables à leur évolution. Leur distribution suit alors celle des eaux de la Vilaine. Les gryphées se fixeront, de façon

régulière, dans toute la zone occupée par les eaux du fleuve ; elles pourront même, éventuellement, être transportées hors de la zone d'étalement habituelle, ce qui provoquera les fixations accidentellement constatées çà et là, dans le bassin morbihannais. Sur le plan vertical, elles s'établiront de la cote — 3 à la cote + 2 dans les parties amont de la Vilaine où les eaux salées pénètrent peu et à des niveaux de plus en plus élevés en dehors selon que les eaux salées occupent du fond vers la surface une hauteur de plus en plus grande.

L'implantation de *Gryphaea angulata* dans le bassin Pénerf-Vilaine a prouvé que les huîtres de cette espèce ont la possibilité de se reproduire au nord de la Loire.

Un refroidissement plus lent des eaux de la Vilaine, une légère dessalure pendant la période estivale, des courants favorables, sont, à notre avis, les facteurs déterminants de l'établissement des gryphées dans la partie orientale du Morbihan.

RESUME ET CONCLUSIONS

Au terme de ce travail, nous rappellerons les faits qu'il a permis d'établir, les conclusions qui peuvent en être tirées ou les hypothèses qu'on peut formuler sur le rôle des facteurs écologiques dans la reproduction d'*Ostrea edulis* et l'implantation de *Gryphaea angulata* en Morbihan.

1° L'hydrologie des rivières ostréicoles est influencée par leur topographie, le climat et l'hydrographie fluviale.

a) Une corrélation existe entre les températures de l'air et celles de l'eau. L'amplitude des variations thermiques est plus faible en aval qu'en amont, au fond qu'en surface. Le refroidissement des eaux est plus lent en Vilaine qu'ailleurs.

b) Les salinités varient selon l'année, la saison, la rivière et le secteur considérés. On peut distinguer un régime de crue et un régime d'étiage. En hiver, la dessalure est plus forte en Vilaine et en rivière d'Auray qu'ailleurs ; elle est plus grande en amont qu'en aval. En été, la salinité des eaux superficielles et profondes est voisine de celle de la mer (35 ‰), sauf en Vilaine.

c) Les courants sont plus rapides en rivière d'Auray qu'en rivière de Crach et peuvent transporter les flotteurs immergés loin du lieu de leur lancer. La distance parcourue dans une même rivière est fonction de l'amplitude de la marée.

d) La turbidité augmente en période de crue ; elle est plus faible dans les parties aval que dans les parties amont.

Le pH est généralement voisin de 8,0 et 8,1.

La teneur en oxygène dissous approche de la saturation en été.

e) La composition du plancton varie selon les dates et les lieux. Certains éléments apparaissent chaque saison, dans un même lieu à la même date. Le zooplancton domine en été dans les rivières d'Auray et de Pénerf, le phytoplancton en Vilaine.

Les variations du taux des matières organiques dissoutes sont indépendantes de la saison, de la température et de la salinité.

2° Le cycle sexuel d'*Ostrea edulis* se déroule de façon différente suivant les années, les rivières ou la situation des gisements.

a) Le réchauffement plus ou moins rapide des eaux, au printemps, accélère ou ralentit le développement des gonades.

b) Un abaissement prolongé de la salinité pendant l'hiver, et, corrélativement, une augmentation de la turbidité retardent la gamétogénèse chez les huîtres des bancs les plus exposés à la dessalure.

c) Les variations du cycle sexuel ne paraissent pas être liées directement au taux d'accroissement de la masse planctonique ni à la teneur des eaux en matières organiques dissoutes.

3° La ponte prend place à la fin du mois de mai ou au début du mois de juin ; le pourcentage d'huîtres y participant est plus élevé en baie de Quiberon que dans les rivières de Crach et d'Auray.

a) Il n'existe pas de température critique de ponte ; le processus intervient pour des valeurs comprises entre 15° et 18°, dans un délai plus ou moins long après que la température de 15° ait été relevée.

b) Des variations, positives ou négatives, de 2° à 4° peuvent stimuler la ponte.

c) Aucune relation n'a été trouvée entre la salinité et la ponte.

d) La qualité des géniteurs, plus que leur âge, détermine le nombre d'embryons.

e) Les pontes massives surviennent indifféremment en mortes-eaux ou en vives-eaux. L'examen des huîtres ne permet pas d'établir, en Morbihan, de corrélation entre l'intensité de la ponte, le rythme lunaire ou le cycle de marée.

f) La durée de l'incubation est d'environ huit jours.

4° Les émissions de larves se succèdent pendant tout l'été ; elles sont d'autant plus précoces que le stade de maturité a été plus rapidement atteint. Les séries d'émissions culminent habituellement vers le 15 juin, le 1er et le 20 juillet. Les numérations maximales sont faites entre le 25 juin et le 10 juillet.

a) La libération des larves peut avoir lieu pour des températures comprises entre 15° et 22°. Les émissions les plus fortes ont été observées, en rivière d'Auray, pour des températures de 18° à 20°. Une température plus élevée ne provoque pas, par elle-même, une émission plus importante.

b) La durée de la vie pélagique est fonction de la température de l'eau ; elle varie de 8 à 14 jours pour des températures moyennes respectivement de 18°5 à 15°. Les risques de perte augmentent lorsque la durée du stade natant se prolonge.

c) La survie des larves, jusqu'au stade de fixation, est assurée pour des salinités comprises, à pleine mer, entre 29 et 35,7 ‰.

d) La turbidité de l'eau ne paraît pas réduire la qualité ni la quantité de nourriture appropriée nécessaire à l'alimentation des larves.

e) La dispersion des larves est d'autant plus grande que les courants sont plus forts ; les périodes de mortes-eaux permettent donc normalement une concentration des larves émises.

f) La taille des larves, immédiatement après leur expulsion de l'huître mère varie de 0,16 à 0,19 mm. Elle peut diminuer mais aussi augmenter du début à la fin de la saison. Les larves parvenant au stade de fixation mesurent de 0,23 à 0,31 mm ; les tailles les plus fréquentes sont 0,26, 0,27 et 0,28 mm.

5° Le « coefficient de fixation », rapport des sujets parvenus au stade de fixation au nombre total d'individus, est une bonne indication du degré d'évolution des larves pélagiques et des chances d'attachement. Nous l'établissons en fonction de la taille des larves et non des modifications morphologiques qu'elles subissent.

a) L'intensité des fixations ne dépend pas de la nature du collecteur mais de son abondance et de sa propreté. Sur les gisements de la rivière d'Auray, elle est inversement proportionnelle à la turbidité des eaux.

b) La composition de l'enduit des collecteurs artificiels ne modifie ni le taux de fixation ni la croissance du naissain capté ; l'addition d'un sel de cuivre empêche le développement de certaines salissures.

6° La plupart des bancs naturels d'*Ostrea edulis* du Morbihan étaient ruinés en 1940. Des travaux entrepris depuis 1943 leur ont rendu leur prospérité d'antan. Leur reconstitution a permis d'étudier les lois de leur formation.

a) Les gisements se sont établis et se sont développés dans des secteurs où la température de l'eau a varié de + 3° à + 23° et la salinité, relevée à pleine mer, de 22 à 35,5 ‰.

b) Un apport d'huîtres adultes a toujours provoqué une fixation de naissains et permis la renaissance du gisement à l'emplacement qu'il occupait avant sa disparition. La présence des huîtres, par le mucus qu'elles ont sécrété, a probablement modifié la couverture biologique des fonds, favorisant l'établissement d'organismes nécessaires à la fixation des larves.

c) Les bancs se sont formés sur les hauts-fonds, à l'accore des chenaux, entre le 0 des cartes et la cote — 3 et — 4. Ils se sont développés vers l'amont plus qu'ils ne l'ont fait vers l'aval. C'est une conséquence de l'action des courants sur la propreté des collecteurs et la fixation des larves.

d) Les prédateurs et les parasites limitent le développement des gisements d'huîtres plates.

7° L'introduction de *Gryphaea angulata* réalisée depuis 1948 sur les parcs d'élevage des rivières d'Etel et de Pénerf a permis l'implantation de l'espèce en Vilaine et sur les côtes avoisinantes.

a) Dans toutes les rivières du Morbihan, les gonades des huîtres portugaises se sont développées jusqu'au stade de maturité. La ponte n'a cependant eu lieu, de façon régulière, qu'en Vilaine et en rivière de Pénerf, pour des températures égales ou supérieures à 18° et des salinités comprises entre 26 et 35 ‰.

b) La présence de jeunes larves de gryphées a été décelée chaque année dans le bassin Pénerf-Vilaine depuis l'introduction de l'espèce en cette région.

c) Une température égale ou supérieure à 20 et 22° a augmenté l'intensité des fixations ; une température tombant entre 18°5 et 16°2 a cependant permis la survie des larves et leur attachement.

d) Pendant la vie pélagique et la fixation, les salinités des eaux de la Vilaine ont varié de 28 à 35 ‰.

e) Les températures, les salinités et les courants ont déterminé la répartition locale des gryphées dans la partie orientale du Morbihan. Sur le plan horizontal, les huîtres portugaises habitent la zone d'étalement des eaux dessalées de la Vilaine. Sur le plan vertical, elles sont établies de la cote — 3 à la cote + 2, le niveau de fixation s'élevant lorsque les eaux marines repoussent vers la surface les eaux moins salées issues du fleuve.

BIBLIOGRAPHIE

RANSON (1952) et KORRINGA (1952) *ont publié des index bibliographiques groupant respectivement 2 720 et 275 études parues sur la biologie ou la culture de l'huître. Nous ne mentionnerons ici que les ouvrages consultés par nous se rapportant au sujet traité.*

ABOUL-ELA (I. A.), 1958. — L'action des grands froids sur les huîtres. — *J. Cons. int. Explor. Mer,* **23** (3) : 443-452.

AMEMIYA (I.), 1926. — Notes on experiments on the early developmental stages of the portuguese, american and english native oysters, with special reference to the effect of varying salinity. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.,* **14** : 161-75.

AMIRTHALINGAM (C.), 1928. — On lunar periodicity in reproduction of *Pecten opercularis* near Plymouth *in* 1927-1928. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **15** (2) : 605-42.

ANDREU (B.) et ARTE (P.), 1955. — Expériences sur le contrôle et la fixation des larves d'huîtres plates et sur le détroquage et la croissance des jeunes huîtres de la ria de Vigo. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer,* 5 p., ronéo.

— 1956. — Expériences préalables sur la fixation des larves et la croissance hivernale des jeunes huîtres (*Ostrea edulis*) dans les rias galiciennes (N O d'Espagne). — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer,* **140** : 17-22.

BARON (G.), 1938. — Etude du plancton dans le bassin de Marennes. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **11** (2) : 167-70.

BIERRY (H.) et GOUZON (B.), 1939. — Les huîtres de consommation. Biologie. Elevage et production. Valeur alimentaire. Salubrité. — Paris, Baillière, 144 p.

BISHOP (M. W. H.), CRIPS (D. S.), FISHER-PIETTE (E.) et PRENANT (M.), 1957. — Sur l'écologie des cirripèdes de la côte atlantique française. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* n° 1 099, 12 p.

BODENHEIMER (F. S.), 1955. — Précis d'écologie animale. — Paris, Payot 315 p.

BORDE (J.), 1938. — Etude du plancton du bassin d'Arcachon, des rivières et du golfe du Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **11** (4) : 523-41.

BORDE (F.) et BORDE (J.), 1938. — *Ostrea edulis* et *Gryphaea angulata.* Caractères communs et caractères différentiels. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **11** (4) : 503-14.

BOUGIS (P.), 1959. — Sur l'effet biologique du cuivre en eau de mer. — *C. R. Acad. Sci.,* **249** (2): 326-28.

BOUGIS (P.) et RUIVO (M.), 1954. — Sur l'utilisation des flotteurs en matière plastique (modèle siphonophore) pour l'étude des courants. — *Bull. Inf. COEC,* **7** (4): 159-71.

BOURY (M.), 1928. — Etude sur la reproduction des huîtres. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **1** (2) : 87-98.

— 1928. — Le chaulage des collecteurs. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **1** (2): 83-6.

— 1929. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **2** (1) : 97-105.

— 1929. — Les facteurs de la reconstitution des huîtrières alréennes. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **2** (3): 306-11.

— 1929. — L'huître française tendrait-elle à devenir une espèce côtière ? — *C. R. Ass. franç. pour l'avancement Sci.,* **53** : 641-43.

— 1930. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **3** (1): 105-12.

BOUXIN (H.), 1931. — Influence des variations rapides de la salinité sur la consommation d'oxygène chez *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* LMK. — *B. Inst. océanogr. Monaco,* 569, 11 p.

— 1956. — Observations sur le frai de *Mytilus edulis* var. *galloprovincialis* LMK. Dates précises de frai et facteurs provoquant l'émission des produits génitaux. — *Rapp. et P. V. Cons. int. Explor. Mer,* **140** : 43-6.

BRAJNIKOV (B.), FRANCIS-BŒUF (C.) et ROMANOVSKI (V.), 1943. — Techniques d'études des sédiments et des eaux qui leur sont associées. — *Actual. sci. et indus.,* n° 952, Hermann et C^ie^, Paris, 108 p.

BRUCE (J. R.), KNIGHT (M.) and PARKE (M. W.), 1940. — The rearing of oyster larvae on an algal diet. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **24** (1) : 337-74.

BURKENROAD (M. D.), 1947. — Egg number in *Ostrea virginica.* — *Science,* **106** : 290.

Butler (P. A.), 1949. — Gametogenesis in the oyster under conditions of depressed salinity. — *Biol. B. Wood's Hole,* **96** : 263-69.

Cahn (A. R.), 1950. — Oyster culture in Japan. — *Fish. Leaflet, Washington,* **383**, 80 p.

Carillon (N.), 1881. — Bol alimentaire de l'*Ostrea edulis* L. — *B. Soc. ostréicole d'Auray* : 103.

Carriker (M. R.), 1951. — Ecological observations on the distribution of the oyster larvae in New-Jersey estuaries. — *Ecol. Monogr.,* **21** : 19-38.

Cerruti (A), 1941. — Osservazioni ed esperimenti sulle cause di distruzione delle larve d'Ostrica nel Mar Piccolo e nel Mar Grande di Taranto. — *Arch. di Ocean, Limnol., Roma,* **1** : 165-201.

Chanley (P. E.), 1958. — Survival of some juvenile bivalves in water of low salinity. — *Proc. nat. Shellfish Ass.,* **48** : 52-65.

Chauchard (P.), 1935. — Les facteurs de variation du pouvoir réducteur de l'eau de mer, (Etude comparative de la teneur des eaux marines en matières organiques dissoutes). — *Ann. Inst. océanogr.* **15** (3) : 329-410.

Chipperfield (P. N. J.), 1953. — Observations on the breeding and on the settlement of *Mytilus edulis* L. in the British waters. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **32** (2) : 449-76.

Cole (H. A.), 1936. — Experiments in the breeding of oysters (*Ostrea edulis*) in tanks, with special reference to the food of the larva and spat. — *Fish. Invest.,* **15** (4) : 1-25.

— 1937. — Metamorphosis of the larva of *Ostrea edulis.* — *Nature,* Londres, **139** : 413-14.

— 1938. — A system of oyster culture. — *J. Cons. int. Explor. Mer,* **13** : 221-35.

— 1938. — The fate of the larval organs in the metamorphosis of *Ostrea edulis.* — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **22** : 469-84.

— 1939. — Further experiments in the breeding of oysters in tanks. — *Fish. Invest., s.* 11, **16** (4) : 1-51.

— 1941. — The fecundity of *Ostrea edulis.* — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **25** (2) : 243-60.

— 1942. — The american whelk tingle, *Urosalpinx cinerea* Say, on British oyster beds. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **25** (2) : 477-508.

— 1942. — Primary sex phases in *Ostrea edulis.* — *Quart. J. Micr. Sci.,* Londres, **83** (3-4) : 317-56.

— 1951. — The British oyster industry and its problems. — *Rapp. Cons. int. Expl. Mer,* **128** : 7-17.

— 1952. — The american slipper limpet, *Crepidula fornicata* L., on Cornish oyster beds. — *Fish. Invest., s.* 11, **17** (7) : 1-13.

— 1956. — Oyster cultivation in Britain. A manual of current practice. — *Her Majesty's stationery office,* Londres, 42 p.

Cole (H. A.) et Hancock (D. A.), 1955. — *Odostomia* as a pest of oysters and mussels. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **34** : 25-31.

— 1956. — Progress in oyster research in Britain 1949-1954, with special reference to the control of pests and diseases. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer,* **140** (3) : 24-9.

Cole (H. A.) et Knight-Jones (E. W.), 1939. — Some observations and experiments on the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis.* — *J. Cons. int. Explor. Mer,* **14** : 86-105.

— 1948. — The setting behaviour of larvae of the european flat oyster, *Ostrea edulis* L., and its influence on methods of cultivation and spat collection. — *Fish. Invest.,* s. 11, **17** (3) : 1-39.

— 1949. — Quantitative estimation of marine nannoplankton. — *Nature,* Londres, **164** : 694-6.

Coste (P.), 1861. — Voyage d'exploration sur le littoral de la France et de l'Italie. — Paris, Imprimerie nationale, 2e éd., 297 p.

Crisp (D. S.) et Chipperfield (P. N. S.), 1948. — Occurence of *Elminius modestus* Darwin in British waters. — *Nature,* Londres, **161** : 64.

Dalido (P.), 1948. — L'huître du Morbihan. Etude économique et sociale. — Marcel Rivière et Cie, Paris, 149 p.

Dannevig (A.), 1946. — A revival of natural oyster. — *Nature,* Londres, **158** : 951.

Dantan (J. L.), 1912. — Le fonctionnement de la glande génitale chez l'*Ostrea edulis* L. et la *Gryphaea angulata* LMK. La protection des bancs naturels. — *C. R. Acad. Sci.,* **155** : 324-7.

— 1913. — La fécondité d'*Ostrea edulis.* — *C. R. Acad. Sci.,* **157** : 871.

— 1914. — L'huître portugaise (*Gryphaea angulata* LMK) tend-elle à se substituer à l'huître indigène (*Ostrea edulis* L.). — *C. R. Acad. Sci.,* **158** : 360-2.

— 1916. — Observations sur la larve d'*Ostrea edulis.* — *C. R. Acad. Sci.,* **163** : 239-42.

— 1916. — La larve de l'*Ostrea edulis.* — *Ann. Inst. océanogr.,* **7** (6) : 1-20.

— 1918. — La biologie des huîtres et l'industrie ostréicole (*O. edulis*). — *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* n° 341 : 1-16.

Davis (Ch.), 1955. — The marine and freshwater plankton. — *Michigan St. Univ. Press* : 1-562.

Davis (H. C.), 1958. — Survival and growth of clam and oyster larvae at different salinities. — *Biol. Bull. Wood's Hole,* **114** (3) : 296-307.

DAVIS (H. C.) et CHANLEY (P. E.), 1956. — Spawning and egg production of oysters and clams. — *Biol. Bull. Wood's Hole,* **110** (2) : 117-28.

DEVEZE (L.), 1953. — La nutrition des animaux planctoniques au dépens du contenu bactérien des eaux. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer,* 5 p., ronéo.

— 1955. — Parallèlisme d'évolution des populations planctoniques et bactériennes marines durant la période estivale 1955. — *C. R. Acad. Sci.,* **241** : 1629-31.

DODGSON (R. W.), 1922. — Noctiluca as an ennemy of the oyster. — *Nature,* Londres, **110** : 343-4.

DOLLFUS (R.), 1921. — Résumé de nos principales connaissances pratiques sur les maladies et les ennemis de l'huître. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.,* **7** : 1-46.

DURCHON (M.), 1957. — Problèmes posés par le comportement des néréidiens au moment de leur reproduction. — *Année biol.,* **33** (1, 2) : 31-42.

ERDMANN (W.), 1934. — Untersuchungen über die lebensgeschichte der auster n° 5. Uber die entwicklung und die anatomie der « ansatzreifen ». Larve von *Ostrea edulis* mit Bemerkungen über die lebensgeschichte der auster. — *Wiss. Meeresuntersuch,* Helgoland, **19** (6) : 1-25.

FAGE (L.), 1954. — Le plancton, source de nourriture. — *Biol. médic.,* **42** (2).

FAGE (L.), et LEGENDRE (R.), 1923. — Rythmes lunaires de quelques néréidiens. — *C. R. Acad. Sci.,* **177** : 982.

FIGUERAS (A.), 1956. — Moluscos de las playas de la ria de Vigo. I. - Ecologia y distribucion. — *Invest. pesquera,* **5** : 51-88.

— 1957. — Moluscos de las playas de la ria de Vigo II. - Crecimiento y reproduccion. — *Invest. pesquera,* **7** : 49-97.

FISHER (P. H.), 1950. — Vie et mœurs des mollusques. — Paris, Payot, 312 p.

— 1953. — Les mollusques et leurs milieux de vie. — *J. Conchyol.,* **93** : 121-51.

FISHER-PIETTE (E.), 1928. — Recherches de bionomie et d'océanographie littorales sur la Rance et le littoral de la Manche. — *Ann. Inst. océanogr.* **5** (3) : 201-429.

— 1932. — Sur la pénétration de diverses espèces sessiles dans les estuaires et sa limitation par l'eau douce. — *Ann. Inst. océanogr.,* **10** : 217-43.

— 1933. — Nouvelles observations sur l'ordre d'euryhalinité des espèces littorales. — *B. Inst. océanogr. Monaco,* n° 619. 16 p.

FONTAINE (M.), 1929. — Sur des variations de salinité observées au Croisic. Conséquences biologiques et économiques. — *B. Inst. océanogr. Monaco,* n° 547, 8 p.

FRANCIS-BOEUF (C.), 1948. — Recherches sur le milieu fluvio-marin et les dépôts d'estuaires. — *Ann. Inst. océanogr.,* **23** : 149-344.

FURNESTIN (J.), 1943. — Contribution à l'étude biologique de la sardine atlantique (*Sardina pilchardus* WALBAUM). — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.,* **13** (1, 4) : 221-386.

GALTSOFF (P. S.), 1930. — The role of chemical stimulation in the spawning reactions of *Ostrea virginica* and *Ostrea gigas.* — *Proc. nat. Acad. Sci. Washington,* **16** (9) : 555-9.

GERBE (Z.), 1876. — Aptitude qu'ont les huîtres à se reproduire dès la première année. — *C. R. Acad. Sci.,* **82** : 419-22.

GRUVEL (A.) et FISHER-PIETTE (E.), 1939. — Distribution de quelques espèces animales sessiles sur les fonds dragables de Granville à Bréhat. — *Ann. Inst. océanogr.,* **19** : 90 p.

GUERIN-CANIVET (J.), 1909. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. La côte morbihannaise, de la rivière d'Etel à l'anse de Kerguelen. — *B. Inst. océanogr. Monaco,* n° 155 : 1-15.

— 1912. — Note sur l'impossibilité de l'extention de l'huître portugaise dans les eaux armoricaines. — *Trav. Sci. Lab. Concarneau,* **4** (2) : 1-10.

GUNTER (G.), 1950. — The generic status of living oysters and the scientific name of the common American species. — *Amer. Midl. Nat.,* **43** : 438-49.

— 1954. — Mortality of oysters and abundance of certain associate as related to salinity. — *Ecology,* **36** (4) : 601-3.

HALEWICK (R.), et LELOUP (P.), 1951. — La situation de l'ostréiculture dans le bassin de chasse d'Ostende, de 1939 à 1948. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer,* **128** (2) : 19.

HANCOCK (D. A.), 1955. — The feeding behaviour of starfish on Essex oyster beds. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.,* **34** (2) : 313-31.

HARVEY (H. W.), 1945. — Recent advances in the chemistry and biology of sea-water. — *Cambridge Univ. Press* (traduit par FRANCIS-BOEUF (C.) et LALOU (C.) : Chimie et biologie de l'eau de mer. — *Presse univ.,* Paris (1949), 177 p.).

HATTON (H.), 1937. — Essais de bionomie explicative sur quelques espèces intercotidales d'algues et d'animaux. — *Ann. Inst. océanogr.,* **17** : 241-348.

HAUSSER (A. E.), 1876. — L'industrie huîtrière dans le Morbihan. — Paris, Dunod, 152 p.

HAVINGA (B.), 1939. — Prediction of the time setting of oyster spat and a method of control. — *J. Cons. int. Explor. Mer,* **14** (3) : 394-400.

HEPPER (B. T.), 1956. — The european flat oyster, *Ostrea edulis L.,* as a host for *Mytilicola intestinalis* STEUER. — *J. Animal Ecol.,* **25** : 144-7.

HERMAN (A.), 1935. — Rapport sur la production des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1934. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **8** (1) : 70-8.

— 1936. — Rapport sur la production des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1935. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **9** (1) : 77-82.

— 1937. — Rapport sur la production des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1936. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **10** (1) : 61-6.

— 1938. — Rapport sur la production des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1937. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (2) : 189-95.

— 1938. — Rapport sur la production des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1938. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (4) : 477-85.

HERPIN (R.), 1928. — Etude sur les essaimages des annélides polychètes. — *B. Biol. France-Belgique*, **62** : 309-76.

HJORT (J.), 1910. — Report on herring investigations until January 1910. — *Rapp. P.-V., Cons. int. Explor. Mer*, **53**.

HOEK (P. P. C.), 1882. — Recherches sur les organes génitaux des huîtres. — *C. R. Acad. Sci.*, **95** : 869-72.

HOPKINS (A. E.), 1936. — Adaptation of the feeding mechanism of the oyster (*Ostrea gigas*) to changes in salinity. — *B. U. S. Bur. Fish. Washington*, **48** (21) : 345-64.

IMAI (T.) et HATANAKA (M.), 1949. — On the artificial propagation of Japonese oyster, *Ostrea gigas*, by non-coloured naked flagellates. — *B. Inst. agric. Res. Tohoku Univ.*, **1** (1) : 33-46.

— 1950. — Studies on marine non coloured flagellates, *Monas* sp., favorite food of larvae of various marine animals. — Preliminary research on cultural requirements. *Sci. Rep. Tohoku Univ., Biology*, **18** : 304-15.

INGLE (R. M.), 1951. — Spawning and setting of oysters in relation to seasonal environmental changes. — *B. Mar. Sci. Gulf Carib.*, **1** (2) : 111-35.

JOUBIN (L.), 1906. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. Les côtes de la Loire à la Vilaine. — *B. Inst. océanogr. Monaco*, n° 59 : 1-26.

— 1907. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. La région d'Auray (Morbihan). — *B. Inst. océanogr. Monaco*, n° 89 : 1-55.

— 1907. — L'ostréiculture dans le Morbihan. — *Rev. gén. Sci.*, **18** : 65-72.

— 1908. — Notes préliminaires sur les gisements de mollusques comestibles des côtes de France. Le Morbihan oriental. — *B. Inst. océanogr. Monaco*, n° 116 : 1-30.

KNIGHT-JONES (E. W.), 1948. — *Elminius modestus*, another imported pest of East coast oyster beds. — *Nature*, Londres, **161** : 201-2.

— 1951. — Aspects of the setting behaviour of larvae of *Ostrea edulis* on Essex oyster beds. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **128** (2) : 30-4.

— 1951. — Preliminary studies of nannoplankton and ultraplankton systematics and abundance by a quantitative culture method. — *J. Cons. int. Explor. Mer*, **17** : 140-55.

KORRINGA (P.), 1941. — Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the European flat oyster, *Ostrea edulis* L. — *Arch. néerl. Zool.*, **5** : 1-249 (Thèse, Univ. Amsterdam, 1940).

— 1946. — A revival of natural oyster beds. — *Nature* Londres, **158** : 586-7.

— 1946. — The decline of natural oyster beds. — *Basteria*, **10** (3, 4) : 36-41.

— 1947. — Relations between the moon and periodicity in the breeding of marine animals. — *Ecol. Monogr.*, Durham, **17** (3) : 347-81.

— 1947. — Périodicité lunaire dans la production des larves de l'huître plate, *Ostrea edulis* L., — *Bull. Union Synd. Ostréic. Morbihan*, **9** : 9-10.

— 1951. — Difficulties encountered in tank-breeding of oysters (*Ostrea edulis*). — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **128** (2) : 35-8.

— 1951. — Investigations on shell-disease in the oyster *Ostrea edulis* L. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **128** : 50-4.

— 1951. — The shell of *Ostrea edulis* as a habitat. Observations on the epifauna of oysters living in the Oesterschelde, Holland, with some notes on polychaete worms occuring there in other habitats. — *Arch. néerl. Zool.*, **10** : 32-152.

— 1952. — Recent advances in oyster biology. — *Quaterly Rev. of Biology*, **27** (3) : 266-308; (4) : 339-65.

— 1957. — Water temperature and breeding throughout the geographical range of *Ostrea edulis*. — *Année Biol.* **33** (1, 2) : 1-17.

— 1957. — On the supposed compulsory relation between oviparous oysters and waters of reduced salinity. — *Ann. Biol.*, **33** (3, 4) : 109-16.

— 1959. — Larvae and spatfall of oysters in the Oosterschelde (Netherlands) in 1957. — *Ann. biol., Cons. int. Explor. Mer*, **14** : 214-7.

KUNTZ (J.), 1937. — Monographie agricole du département du Morbihan. — Chaumeron éd., Vannes, 359 p.

KURC (G.), 1956. — Observations sur la dérive des flotteurs lancés par le « Président-Théodore-Tissier » pendant les campagnes de 1951 à 1954. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (3) : 225-61.

LABBE (A.), 1932. — La notion du pH en océanographie et en biologie marine. — *Ann. Inst. océanogr.*, **12** : 217-344.

LADOUCE (R.), 1938. — Observations sur la reproduction du naissain dans le bassin d'Arcachon. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (2) : 207-11 ; (4) : 493-502.

— 1938. — Observations sur la reproduction des huîtres. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (4) : 515-21.

LAFUSTE (J.), LE DANTEC (J.), MARTEIL (L.) et TROCHON (P.), 1957. — La reproduction de l'huître portugaise (*G. angulata* LMK) dans les centres de captage de la côte atlantique. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (3) : 401-14.

LAMBERT (L.), 1932. — L'acclimatation de la portugaise sur les côtes françaises. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **5** (3) : 343-65.

— 1938. — Les gisements naturels d'huîtres indigènes (*Ostrea edulis*) et d'huîtres portugaises (*Gryphaea angulata*) sur les côtes françaises. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **11** (4) : 465-76.

— 1950. — Les coquillages comestibles. — Paris, Presses univ., coll. « Que sais-je ? », n° 416, 127 p.

LAMY (E.), 1933. — Quelques mots sur la durée de la vie chez les mollusques. — *J. Conchyol.*, **77** : 483-502.

LEBOUR (M. V.), 1938. — Notes on the breeding of some lamellibranchs from Plymouth and their larvae. — *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, **23** : 119-44.

LE DANTEC (J.), 1955. — Note sur les gisements coquilliers de la rive gauche de la Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 347-60.

— 1956. — Préparation des collecteurs-tuiles; un essai de lutte contre les salissures. — *Science et Pêche*, n° 38 : 3-5.

— 1957. — Le bassin d'Arcachon; conditions de milieu et gisements naturels d'huîtres. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer*, 5 p. ronéo.

— 1958. — Quelques observations relatives à l'action du froid sur les huîtres. — *Ann. biol., Cons. int. Explor. Mer*, **13** : 126-7.

LE DANTEC (J.), MARTEIL (L.) et TROCHON (P.), 1958. — Le dragage des huîtres portugaises en Gironde. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **22** (3) : 353-68.

LEENHARDT (H.), 1922. — Contribution à l'étude de la reproduction des huîtres. Compte-rendu d'expériences faites dans le Morbihan. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, **19** : 1-20.

— 1924. — Compte-rendu d'expériences faites dans le Morbihan sur les huîtres et leur reproduction. — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, **40** : 1-19.

LEFEVRE (M.), 1950. — Les pêches quantitatives de plancton en hydrobiologie. — *Ann. St. Hydr. appl.* **3** : 195-203.

LE GALL (J.), et coll., 1954. — Ennemis et maladies des huîtres. — *Cons. gén. Pêches Méditerranée*, Rome; *Doc. techn.*, **8** : 48-51.

LEGENDRE (R.), 1925. — La concentration en ions hydrogène de l'eau de mer. — Paris, Presses univ., 292 p.

LE LANNOU (M.), 1950. — Géographie de la Bretagne. I. - Les conditions géographiques générales. — Rennes, Plihon éd., 274 p.

LEROUX (S.), 1956. — Phytoplancton et contenus stomacaux d'huîtres portugaises (*G. angulata* LMK) dans le bassin d'Arcachon. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2) : 163-9.

LOOSANOFF (V. L.), 1948. — Gonad development and spawning of oysters (*O. virginica*) in low salinities. — *Anat. Rec.* **101** : 55.

— 1950. — Rate of water pumping and shell movements of oysters in relation to temperature. — *Anat. Rec.*, **108** : 132.

— 1952. — Behaviour of oysters in waters of low salinities. — *Process. nat. Shell Ass.*, 135-51.

— 1955. — The European oyster in american waters. — *Science*, **121** : 31-5.

— 1956. — Two obscure oyster ennemies in New England water. — *Science*, **123** : 119-20.

— 1958. — Some aspects of behaviour of oysters at different temperatures. — *Biol. Bull.*, **114** (1) : 57-70.

— 1959. — *Condylostoma*, an ennemy of bivalve larvae. — *Science*, **129** : 147.

LOOSANOFF (V. L.) et ENGLE (J. B.), 1947. — Effect of different concentrations of micro-organisms on the feeding of oysters (*O. virginica*). — *Fish. Bull., U. S.*, **51** : 31-57.

LOOSANOFF (V. L.) et NOMEJKO (C. A), 1951. — Spawning and setting of the American oyster, *O. virginica*, in relation to lunar phases. — *Ecology*, **32** : 113-34.

LOOSANOFF (V. L.) et TOMMERS (F. D.), 1948. — Effect of suspended silt and others substances on rate of feeding of oysters. — *Science*, **107** : 69-70.

LUBET (P.), 1955. — Le déterminisme de la ponte chez les lamellibranches (*Mytilus edulis*). Intervention des ganglions nerveux. — *C. R. Acad. Sci.*, **241** (2) : 254-6.

— 1957. — Cycle sexuel de *Mytilus edulis* L. et de *Mytilus galloprovincialis* LMK dans le bassin d'Arcachon. — *Année biol.*, **33** (1, 2) : 19-29.

— 1959. — Recherches sur le cycle sexuel et l'émission des gamètes chez les Mytilidés et les Pectinidés (mollusques bivalves). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (4) : 389-548.

LUBET (P.) et LE DANTEC (J.), 1957. — Recherches sur le cycle sexuel de *G. angulata* LMK dans le bassin d'Arcachon. — Note présentée au *Conseil int. Explor. Mer*, 4 p. ronéo.

MARSHALL (N.), 1954. — Factors controlling the distribution of oyster in neutral estuary. — *Ecology*, **35** (3) : 322-327.

MARTEIL (L.), 1955. — La reconstitution des gisements naturels d'huîtres plates (*Ostrea edulis* L.) en Morbihan (1943-1954). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 309-44.

— 1956. — Acclimatation de *Venus mercenaria* L. en Bretagne. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (2) : 157-60.

— 1956. — Etude des courants du littoral sud de la Bretagne. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (3): 263-80.

— 1956. — Le captage du naissain d'huîtres portugaises en Vilaine. — *Science et Pêche*, n° **34** : 1-8.

— 1956. — Prévision des émission de larves, chez *Ostrea edulis* L. en Bretagne-sud. — Note présentée au *Cons. int. Explor. mer*, 3 p. ronéo.

— 1956. — Répartition actuelle de *Mytilicola intestinalis* STEUER sur la côte sud de Bretagne. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer*, 3 p. ronéo.

— 1957. — L'huître portugaise en Bretagne. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **21** (3): 377-400.

— 1957. — Acclimatation de *Gryphaea angulata* LMK sur les côtes sud de Bretagne. — *Ann. biol., Cons. int. Explor. Mer*, **12** : 127.

— 1957. — Conditions de milieu et reproduction d'*Ostrea edulis* L. en Morbihan pendant l'année 1955. — *Ann. biol., Cons. int. Explor. Mer*, **12** : 127.

— 1959. — Les bancs naturels et la reproduction de l'huître plate en Morbihan. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **23** (3): 287-95.

MASON (J.), 1958. — A possible lunar periodicity in the breeding of the scallop, *Pecten maximus* L. — *Scot. Home, Depart. Mar. repr. (from Ann. Mag. nat. Hist.*, s. 13, **1** : 601).

MEDCOF (J. F.), 1955. — Day and night characteristics of spatfall and of behaviour of oyster larvae. — *J. Fish. Res. Board Canada*, **12** (2) : 270-86.

MISTAKIDIS (M. N.), 1951. — Quantitative studies of the bottom fauna of Essex oyster grounds. — *Fish. Invest.*, **17** (6) : 1-47.

NEEDLER (A. W.) 1941. — Oyster farming in eastern Canada. — *Bull. Fish. Res. Board Canada*, **60** : 1-83.

NELSON (T. C.), 1928. — Relation of spawning of the oyster to temperature. — *Ecology*, **9** : 145-54.

NELSON (T. C.) et ALLISON (J. B.), 1940. — On the nature and action of diantlin ; a new hormon-like substance carried by the spermatozoa of the oyster. — *J. exp. Zool.*, **85** : 299-388.

— 1953. — The influence of spermatic hormones on spawning and water flow in the oyster *Crassostrea virginica*. — *Int. Congr. Zool.*, **14** : 435-9.

NICLOUX (M.), 1930. — Le dosage de l'oxygène dissous dans l'eau de mer. — *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, **563** : 1-20.

ORTON (J. H.), 1921. — Sex change in the native oyster. — *Nature*, Londres, **108** : 608.

— 1924. — Sex-change and breeding in the native oyster (*Ostrea edulis*). — *Nature*, Londres, **114** : 191.

— 1926. — On lunar periodicity in spawning of normally grown Falmouth oysters (*O. edulis*) in 1925 with a comparison of the spawning capacity of normally grown and dumpy oysters. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **14** : 199-225.

— 1927. — On incomplete spawning and the problem of fertilisation in *Ostrea edulis*. — *Nature*, Londres, **120** : 403.

— 1927. — Summary of a report on a survey of the Fal estuary oyster beds nov. 1924 with notes on the biology of the oyster (*O. edulis*). — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **14** : 615-28.

— 1927. — Obervations and experiments on sex-change in the european oyster (*O. edulis*). Part. 1. - The change from female to male. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **14** : 967-1045.

— 1933. — Observations and experiments on sex-changes in the european oyster (*O. edulis*). Part. 3. - On the fate of unspawned ova. Part. 4. - On the change from male to female. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **19** : 1-55.

ORTON (J. H.) et AMIRTHALINGAM (C.), 1931. — Observations and experiments on sex-changes in the european oyster (*O. edulis*). Part. 2. - On the gonad of egg-spawning individuals. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **17** : 315-24.

PARKE (M. W.), 1949. — Studies on marine flagellates. — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **28** : 255-86.

PELSENEER (P.), 1933. — La durée de la vie et l'âge de la maturité sexuelle chez certains mollusques. — *Ann. Soc. roy. Zool. Belgique*, **64** : 100-3.

— 1935. — Essai d'éthologie zoologique d'après l'étude des mollusques. — Bruxelles, 662 p.

PERES (J. M.) et RANCUREL (P.), 1948. — Observations sur la ponte de *Perinereis cultrifera* GRUBE dans le golfe de Marseille. — *Bull. Soc. zool. France*, **73** : 97-100.

POSTEL (E.), 1957. — Premières observations sur les fonds à praires (*Venus verrucosa*) de la baie de St Malo. — *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **29** (6) : 519-28.

PRENANT (M.), 1932. — Etudes de bionomie intercotidale. La baie et la pointe de Quiberon. — *Trav. Stat. biol. Roscoff*, **10** : 37-101.

— 1934. — Modifications récentes de flore et de faune marines dans le Morbihan et la baie de Quiberon. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, n° 648 : 1-8.

— 1934. — Adaptation, écologie et biocœnotique. — *Actualités sci. et ind.*, Paris, Hermann et C^ie^, 59 p.

PRITCHARD (D. W.), 1955. — Distribution of oyster larvae in relation to hydrographic conditions. — *Coll. Repr., Chesapeak Bay Inst.*, **2** (15), 10 p.

PRYTHERCH (H. F.), 1928. — Investigations of the physical conditions controlling spawning of oysters and the occurence, distribution and setting of the oyster larvae in Milford Harbour, Connecticut. — *Fish. Bull. U. S.*, **44** : 429-503.

— 1934. — The role of copper in the setting, metamorphosis and distribution of the American oyster, *Ostrea virginica*. — *Durham, Ecol., Monogr.*, **4** : 49-107.

RANSON (G.), 1926. — L'huître portugaise tend-elle à remplacer l'huître française ? — *Notes et Mém., Off. Pêches marit.*, **47** : 1-11.

— 1926. — La filtration de l'eau par les lamellibranches et ses conséquences. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* n° 469, 6 p.

— 1927. — L'absorption des matières organiques dissoutes par la surface du corps chez les animaux aquatiques. — *Ann. Inst. océanogr.*, **4** : 49-175.

— 1935. — Le rôle de la matière organique dissoute dans l'eau et les théories de PÜTTER. — *Bull. Mus. Hist. nat.* Paris, **7** : 359-66 ; **8** : 160-72.

— 1938. — Contribution à l'étude du développement de l'huître portugaise, *Gryphaea angulata* LMK. — *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **10** : 410-24.

— 1940. — Sur les conditions de la reproduction de *Gryphaea angulata* LMK dans la région de Marennes. — *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **12** : 70-6.

— 1941. — Les conditions de la distribution de *Gryphaea angulata* LMK sur les côtes de l'île d'Oléron. — *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **13** : 179-86.

— 1943. — La vie des huîtres. — Paris, N. R. F., 260 p.

— 1949. — Quelques observations sur la biologie de *Gryphaea angulata* LMK. — *Bull. Mus. Hist. nat.*, Paris, **21** : 574-9.

— 1951. — Action de la température sur la reproduction de quelques espèces d'huîtres. — *Bull. Mus. Hist. nat., Paris*, **23** : 527-31.

— 1952. — Les huîtres. Biologie ; culture. Bibliographie. — *Bull. Inst. océanogr., Monaco,* n° 1001, 134 p.

— 1959. — Mollusques perliers et perles (Bibliographie). — *Bull. Inst. océanogr., Monaco,* n° 1140, 43 p.

RICCI (E.), 1957. — Contribution à la biométrie, à la biologie et à la physico-chimie de la moule commune (*Mytilus galloprovincialis* LMK). — *Ann. St. océanogr., Salammbo,* **11** : 1-163.

ROBERT-MULLER (Ch.), 1944. — Pêches et pêcheurs de la Bretagne atlantique. — Paris, Colin, 616 p.

ROBIN (J.), 1942. — Contribution à l'étude de l'ostréiculture : l'huître de Bélon. — Thèse vétérinaire, Paris, Foulon, 83 p.

ROSE (M.), 1954. — Le plancton aliment. — *Ann. Nutr. et Alim.*, **8** (5): 589-644.

SAVAGE (R. E.), 1925. — The food of the oyster. — *Fish. Invest.*, **8** (1): 1-50.

SCHLIEPER (C.), 1958. — Sur l'adaptation des invertébrés marins à l'eau de mer diluée. — « *Vie et Milieu* », *Bull. Lab. Arago*, **9** (2): 139-52.

SCHODDUYN (R.), 1926. — Observations faites dans la baie d'Ambleteuse. — *Bull. Inst. océanogr., Monaco,* n° 482, 64 p.

— 1927. — Observations biologiques marines faites dans un parc à huîtres. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* n° 498, 44 p.

— 1931. — Observations sur la flore et la faune des coquilles des huîtres. — *Bull. Inst. océanogr. Monaco,* n° 568. 20 p.

SHELBOURNE (J. E.), 1957. — The 1951 oyster stock in the rivers Crouch and Roach, Essex, and the influence of water currents and scour on its distribution ; with an account of comparative dredging experiments. — *Fish. Invest.*, **21** (2): 27 p.

SPÄRCK (R.), 1929. — Studies on the biology of the oyster (*Ostrea edulis*). VI. - Some observations on the spawning of *Ostrea edulis* in the Limfjord with special reference to the problem of lunar periodicity. — *Rep. Danish Biol. Stat.*, **35** : 101-3.

— 1951. — Fluctuations in the stock of oyster (*Ostrea edulis*) in the Limfjord in recent time. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **128** : 27-9.

— 1957. — The importance of metabolism in the distribution of marine animals. — *Année biol.*, **33** (5, 6): 233-5.

TACLET (P.), 1932. — Note sur la récolte du naissain d'huîtres dans le Morbihan et dans le Finistère. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **5** (3): 363-5.

— 1935. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan et le Finistère en 1933. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **8** (1): 63-9.

THIEBLEMONT-COLSON (M.), 1955. — Utilisation en Morbihan du collecteur carton en vue du captage du naissain (*Ostrea edulis* L.). — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3): 379-87.

THORSON (G.), 1946. — Reproduction and larval development of Danish marine bottom invertebrates, with special reference to the planktonic larvae in the Sound (Oresund). Plankton IV. — *Medd. Komm. Danmarks Fisk.*, Copenhague, 523 p.

TRANTER (D. J.), 1958. — Reproduction in Australian pearl oysters (*lamellibranchia*). III. - *Pinctada albina* LAMARCK. Breeding season and sexuality. — *Austr. J. Mar. Freshw. Res.*, **9** (2): 191-216.

Trochon (P.), 1955. — Observations sur la répartition en profondeur des larves de *Gryphaea angulata* Lmk dans les eaux de la région de Marennes. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **19** (3) : 363-78.

— 1956. — Etude sur la reproduction de l'huître plate *Ostrea edulis* dans les claires de la région de Marennes-Oléron. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **140** : 14-16.

— 1956. — La fixation en claires des larves de l'huître plate *Ostrea edulis*. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer*, 4 p. ronéo.

Trochon (P.) et Baron (G.), 1956. — Un nouveau type de collecteur à huîtres. — *Rev. Trav. Inst. Pêches marit.*, **20** (3) : 283-92.

Vilela (H.), 1956. — Etat de maturation sexuelle des huîtres du Tage, *G. angulata* Lmk. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **140** : 32-4.

Vilela (H.) et Correia Monteiro (M.), 1958. — *Ostrea edulis* L. au Portugal. — Note présentée au *Cons. int. Explor. Mer*, 3 p. ronéo.

Voisin (P.), 1931. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **4** (4) : 369-78.

— 1932. — Recherches sur la reproduction des huîtres indigènes dans le Morbihan. — *Rev. Trav. Off. Pêches marit.*, **5** (4) : 471-90.

Walne (P. R.), 1956. — The biology and distribution of the slipper limpet, *Crepidula fornicata*, in Essex rivers. — *Fish. Invest.*, **20** (6) : 50 p.

— 1956. — Experimental rearing of the larvae of *Ostrea edulis* L. in the laboratory. — *Fish. Invest.*, **20** (9) : 23 p.

— 1956. — Observations on the oyster (*Ostrea edulis*) breeding experiments at Conway 1939-1953. — *Rapp. Cons. int. Explor. Mer*, **140** : 10-13.

— 1958. — Growth of oysters (*Ostrea edulis* L.). — *J. Mar. biol. Ass. U. K.*, **37** (3) : 591-602.

Waugh (G. D.), 1951. — Production and setting of oyster larvae in rivers Roach and Crouch during 1951 with a note on production in previous years. — *Ann. biol., Cons. int. Explor. Mer*, **8** : 174.

— 1957. — Oyster production in the rivers Roach and Crouch, Essex, from 1950 to 1954. — *Fish. Invest.*, **21** (1) : 47 p.

TABLE DES FIGURES

FIGURES — Pages

1. — Le Morbihan; zones de production ostréicole 12
2. — Température de l'air en Morbihan 14
3. — Température de l'air à Auray 14
4. — Fréquence moyenne des vents 15
5. — Rivières d'Auray et de Crach. Stations de prélèvements 17
6. — Températures mensuelles de l'eau en rivière d'Auray et en Vilaine 18
7. — Rivière d'Auray, isohalines de crue et d'étiage à pleine mer 19
8. — Rivière d'Auray, isohalines de crue à basse mer 20
9. — Rivière de Crach, isohalines de crue et d'étiage à pleine mer 20
10. — Vilaine, isohalines de crue et d'étiage à pleine mer 20
11. — Rivière d'Auray. Variation de la salinité à la station du Mané Verch pendant un cycle de marée .. 21
12. — Rivière d'Auray, saturation en oxygène dissous, en relation avec la température et la salinité .. 23
13. — Dispersion des flotteurs de surface lancés en baie de Quiberon 24
14. — Dispersion des flotteurs de surface lancés au large de la rivière de Pénerf 25
15. — Dispersion des flotteurs de surface lancés à l'embouchure de la Vilaine 25
16. — Dispersion des flotteurs de surface lancés en rivière d'Auray et dans le goulet de Port-Navalo 26
17. — Rivière d'Auray, dérive des flotteurs immergés (en mortes-eaux et en vives-eaux) 27
18. — Variation de la teneur en matières organiques dissoutes, en relation avec la température et la salinité, rivière d'Auray, baie de Plouharnel 31
19. — Fréquence du stade de maturité sexuelle pendant la reproduction d'*Ostrea edulis* (1955-1958) sur les bancs du Plessis et de l'Ours, en rivière d'Auray, de Pierre Jaune en rivière de Crach 35
20. — Pourcentage d'huîtres participant à la ponte sur les gisements naturels (1955-1957) 43
21. — 1953 : taille des huîtres de 2 ans en fonction du poids 44
22. — Effet possible du changement de sexe sur l'intensité relative des phases mâles et femelles (d'après COLE, 1941) 44
23 a. — 1955, périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis* en fonction du cycle lunaire 48
23 b. — 1956, périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis* en fonction du cycle lunaire 49
23 c. — 1957, périodicité de la ponte d'*Ostrea edulis* en fonction du cycle lunaire 50
24. — Comparaison des méthodes d'échantillonnage des larves prélevées par pompe dans le Roach (d'après KNIGHT-JONES) et par filet en rivière d'Auray 54
25. — 1956. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas et du Plessis : émissions de larves d'*Ostrea edulis* et pourcentage de larves de 0,24 mm et plus, parvenant au stade de fixation 56
26. — 1957. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas et du Plessis : id°. 57
27. — 1958. Rivière d'Auray, stations de Locqueltas et du Plessis : id°. 58
28. — 1957. Rivière de Crach, stations de la Vaneresse et de Pierre Jaune : id°. 59
29. — 1958. Rivière de Crach, station de Pierre Jaune : id°. 60
30. — Rivière de Crach (amont) : répartition des émissions de larves en fonction de la date (1936-1958). 61
31. — Répartition des émissions de larves dans l'Escaut oriental en fonction du cycle lunaire (d'après KORRINGA). 61
32. — Rivière d'Auray (amont) : répartition des émissions de larves d'*Ostrea edulis* en fonction du cycle lunaire et du rythme des marées (1936-1958). 62
33. — Rivière de Crach (amont) : répartition des émissions de larves d'*Ostrea edulis* en fonction du cycle lunaire et du rythme des marées (1936-1958). 62
34. — Rivière d'Auray (Mané Verch) : température moyenne de l'eau pendant la reproduction d'*Ostrea edulis*. 65
35. — Intensité des fixations de naissains d'*Ostrea edulis* sur les gisements de la rivière d'Auray en fonction de la turbidité 76

FIGURES Pages

36. — Croissance du naissain d'*Ostrea edulis* en fonction de la composition de l'enduit recouvrant le collecteur 79
37. — Rivière d'Auray. Vitesse des courants le 25 mai 1958 sur deux transversales 80
38. — Rivière d'Auray : étapes de la disparition des gisements d'*Ostrea edulis* (1900-1930). 82
39. — Baie de Quiberon, 1951-1959. Reconstitution du gisement d'*Ostrea edulis* 84
40. — Rivière d'Auray : état des gisements d'*Ostrea edulis* avant reconstitution (1943) et après (1959). 85
41. — Rivière d'Auray : étapes de la formation du gisement de Locqueltas montrant sa progression vers l'amont 91
42. — Extension naturelle de *Gryphaea angulata* en Morbihan (1948-1959). 96
43. — Température et salinité des eaux profondes des parties amont de la Vilaine et de la Pénerf pendant la reproduction de *G. angulata*, en 1955 99
44. — Diagrammes T-S des eaux de surface à Arcachon, dans la Seudre et en Morbihan pendant la reproduction de *G. angulata* (mai-septembre 1955) 104
45. — Salinité des eaux de surface sur les rives du bassin Pénerf-Vilaine, le 30 août 1954, à pleine mer. 107
46. — Répartition des eaux marines et des eaux de la Vilaine le 14 septembre 1954 107

DEUXIEME THESE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

La moule et la mytiliculture

Vu
Le Directeur de la Thèse :
R. POISSON.
Rennes, le 31 mars 1960.

Vu et approuvé :
Rennes, le 2 avril 1960.
Le Doyen de la Faculté des Sciences :
H. LE MOAL.

n° 565/s/Mc
Vu
et Permis d'imprimer :
Rennes, le 22 avril 1960.
Le Recteur de l'Académie de Rennes :
P. HENRY.